



**TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL**

**KVANTITATIIVNE  
TAIMEÖKOLOOGIA**

**TARTU 1969**

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

P. Greig - Smith

KVANTITATIIVNE  
TAIMEÖKOLOOGIA

Inglise keelest tõlkinud ja kommenteerinud -

T. Frey

Tartu 1969

P. Greig-Smithi "Kvantitatiivne taimeökoloogia" (mille nimetus meie keelepruugi kohaselt oleks võinud olla "Kvantitatiivsed meetodid geobotaanikas"), on maailmas esimene sellealane kokkuvõte, mis on nüüd tõlgitud mitmesse keelde. Teos on mõeldud ülikoolidele, kus geobotaanikat, nagu autor ütleb, "tõsiselt võetakse". Raamat eeldab algteadmisi nii botaanilistes erialades (eriti geobotaanikas) kui ka matemaatilises statistikas. Näidete varal võrdleb autor mitmesuguste kvantitatiivsete meetodite efektiivsust geobotaanikas.

Käesolevas esimeses osas vaadeldakse peale üldiste küsimuste proovivalikut ning jaotumuse ja liikide koosinemise uurimise metoodikat. Esimese osa lõpus on ka väga vajalikud statistilised abitabelid. Teises osas leiavad käsitlust taimkatte seosed kasvukohateguritega ja taimekoosluste kirjeldamise, võrdlemise, klassifitseerimise ning ordineerimise probleemid.

Tõlge on tehtud II väljaande (1964) järgi.

T o i m e t a j a



## I peatükk

### TAIMKATTE KVANTITATIIVNE KIRJELDAMINE

Paljud ökoloogilised<sup>1</sup> andmed kujutavad endast taimkatte kirjeldamist koos vastavate kasvukohatingimuste protokollimisega või ilma selleta. Sellised andmed on olnud enamiku ökoloogiliste kontseptsioonide ja teooriate peamiseks aluseks ja nähtavasti on seda ka edaspidi. Seetõttu on oluline viia taimkatte kirjeldamine nii usaldatavale alusele kui võimalik. Seni on kasutatud (vaid tühiste muudatustega) peamiselt kaht taimekoosluse kirjeldamise viisi. Esimene meetod seisneb koosluses esinevate liikide täieliku nimekirja koostamises koos eri liikide sageduse hinnangute või numbriliste väärtuste silmamõõdulise määramisega. See tuleneb floora liikide subjektiivsest arvamistest haruldaste, juhuslike, tavaliste jt. hulka ning on tegelikult samasuguse käsitluse kohandamiseks palju väiksemale ja täpsemalt piiritletud alale. Teine meetod pärineb Raunkiaeri (1909, vt. Raunkiaer, 1934) tööst ja tugineb taimeliigi esinemise ja puudumise kindlakstegemisele uuritava koosluse väikestel proovipindadel. Proovipind (prooviühik) on kindla suurusega ruut, harvemini ristkülik või ring, mis on looduses paigutatud kas juhuslikult või mõnesugusel regulaarsel viisil. Tulemused väljendatakse frekventsuse protsentides, s.t. mitmes protsendis proovipindadest iga liik esines. Liike võib parema võrdluse huvides grupeerida mitmesse frekventsusklassi, kusjuures klasside piirid moodustavad kas aritmeetilise või geomeetrilise rea. Tavaliselt on kasutatud viit klas-

---

<sup>1</sup> Siinkohal mõistab P. Greig-Smith ökoloogiat eeskätt sünökoloogiana, nagu see on kombeks anglo-ameerika kirjanikes. Nõukogude Liidus ja meil Eestis kujunenud tava järgi on ökoloogiline selles teoses enamasti sama mis geobo-taaniline. (Tõlk).



si: 0 - 20 , 20 - 40 , 40 - 60 , 60 - 80 ja 80 - 100 protsenti. Sellist protseduuri on mõnikord nimetatud valentsanalüüsiks.

Et neid kahte meetodit on laialdaselt kasutatud, on tähtis tunda nende väärtust ja kasutatavuse piire. Liikide nimekiri kvantitatiivse osatähtsuse sümbolite või suhtarvudega on niivõrd läbi lõõnud<sup>2</sup>, et selle väärtuses on väga harva kaheldud. Imestamapanev on kogenud uurijate poolt saadavate andmete stabiilsus. On tehtud mitmeid katseid hinnata konkreetse uurija subjektiivsuse osatähtsust silmamõõduliste hinnangute määramisel.<sup>3</sup> Hope-Simpson (1940) näitas, et üks uurija võib anda märgatavalt lahkuminevaid hinnanguid eri juhtudel, iseäranis erinevatel aastaaegadel. Smith (1944) uuris isikust oleneva vea mõju kõige tavalisemal prooviruutude protsentuaalse üldkatteväärtuse visuaalsel määramisel. Ta näitas, et üksikvaatlejate hinnangud kaldusid kaheksaliikmelise grupi keskmisest kõrvale kuni 25 % võrra. Seejuures võis vaevu märgata tendentsi anda järjekindlalt madalamaid või kõrgemaid väärtusi kui keskmine. On kahtlane, kas saadakse kokkulangevaid tulemusi, kui võrreldakse samal proovialal paljude uurijate poolt määratud hinnanguid. Tõepoolest, kui silmas pidada määramist mõjutavate tegurite kompleksust, mida käsitletakse allpool, võivad kõrvalekalded olla veelgi suuremad kui ülalmärgitu. Järgmine individuaalse vea põhjus on uurija enesetunne töö ajal. Iga sellekohase kogemusega ökoloog on teadlik, et harvad ja vähe silmapaistvad liigid kalduvad saama madalamaid hindeid, kui vaatleja on väsinud, võrreldes sellega, kui ta on puhunud ja täiesti värske. Seevastu kodunemine taimkatte tüübi ja selles esinevate liikidega kaldub põhjustama harvade liikide ülehindamist.

---

<sup>2</sup> Meie oludes näiteks Drude skaala. - Tõlk.

<sup>3</sup> Vt. lisaks teksti viitele ka Уранов (1935), Бюлл. МОИП, XLII; Ипатов (1962), Ботан. ж., 3, (1964), Ботан. ж., 3; Ипатов, Кирикова, Линдеман (1966), Ботан. ж., 8.

Uurija isikust tulenevad ebatäpsused on võib-olla vähem tähtsad iseseisvale uurijale kui uurimisrühmadele. Kui üksikuurijal on küllaldaselt kogemusi, et saavutada soovitud kokkulangevust sama taimkatte korduval kirjeldamisel, on tema hinnangud nähtavasti kaunis usaldatavad ka erinevate koosluste võrdlemisel. Siiski on tulemusi võimatu geostada mõnesuguste absoluutsete väärtustega. Seda enam pole võrreldavad erinevate töötajate tulemused, välja arvatud väga üldistes joontes. Võrdlust hõlbustavad vähemalt ühes, parem aga mitmes samas koosluses erinevate uurijate poolt koostatud kirjeldused. See puudus on nii tõsine, et põhimõtteliselt võib osatähtsuse hinnanguid kasutada vaid koosluse üldkirjeldusena (kui kasutada olev aeg ei võimalda rakendada mõnd täpsemat meetodit).

Mitme töötaja andmete võrdlemisega seotud raskused on eriti olulised uurijate koostöö puhul. Kahjuks on sellise töö puhul, nagu taimkatte inventeerimine laial territooriumil, sagedasti vajadus just kiire meetodi järele. Individuaalsetest erinevustest tulenevaid vigu võib siiski tunduvalt vähendada hinnangute hoolika ühtlustamise teel sama taimkatte ühisel kirjeldamisel liikmete poolt enne töö algust ja selle kestel teatud vaheaegade järel.

Taimeliikide kvantitatiivse osatähtsuse (hinnangute) kasutamisele on üks veelgi tõsisem vastuväide. Nimelt mõjutavad uurijat kvantitatiivse hinnangu andmisel mitmed tegurid. Enamikule uurijaist on liigi osatähtsuse hindamisel kõige rohkem määravaks nähtavasti arvukus ehk taimede loendamisüksuste arv pinnaühikul ja katvus (kattevääratus) ehk protsent pinnast, mis on kaetud antud liiki kuuluvate taimede maapealsete osadega, mitte aga tegelik frekventsus (sagedus), mis iseendast on kompleksse iseloomuga (vt. allpool). On raske hoiduda ka eksihinnangutest, mis on tingitud eri liikide kasvuvormide, samuti isendite jaotumuse erinevustest, sest viimased kaks tegurit mõjutavad oluliselt eri liikide suhtelist silmapaistvust. Ideaalset täp-



sust pole võimalik saavutada isegi siis, kui arvukust ja katvust vaadeldakse esmalt eraldi, ning seejärel püütakse hinnata kaht ilmselt iseseisvat muutujat ühisel skaalal. Probleemi selgitab näide umbrohestunud muruplatsist, kus leidub ühe äärmusena tüüpilisi kõrrelisi, nagu Poa annua, millel on suur võrsete arvukus, kuid suhteliselt madal katvus võsu kohta, ja teiselt poolt rosetjad umbrohud nagu Plantago liigid, mille iga leht katab suhteliselt suure osa maapinnast. Katvus ja arvukus esindavad kumbki ainult üht aspekti paljudest, millega liik kooslusele ilmet annab. Ühe taimkattetüübiga harjunud vaatleja võib enese jaoks luua suvalise skaala katvuse ja arvukuse suhtelise tähtsuse seostamiseks, kuid see seos saab vaevalt olla standardiseeritav ja teiste uurijate poolt kõhkluseta tunnustatav (seda enam, et see skaala peab olema kohaldatav erisuguse ilmega kooslustele).

Segiminekut arvukuse ja katvuse vahel pole võimalik ära hoida. Kogemuste omandamisel võib ka teisi vigade allikaid vähendada, kuid mitte ära hoida. Liigid erinevad oma silmapaistvuse poolest ja on raske vältida silmator-kavate liikide ülehindamist ning raskesti märgatavate liikide allahindamist. Isegi see sama liik võib oma silmator-kavuse poolest eri fenofaasides tugevasti varieeruda. Näiteks annab Deschampsia flexuosa, kasvades võrdlemisi vähesel hulgal Eriophorum vaginatum'i seas, erilise ilme kooslusele õitseajal, kuid on silmapaistmatu vegetatiivses seisundis. Sama vaatleja hinnangud seoses aastaaegadest tingitud muutustega samas koosluses, kui välja arvata efemeeride osa, olenevad peamiselt silmator-kavuse muutustest. Järgmine komplikatsioon tuleneb erinevast jaotumusest, mis on liikidele koosluses omane. Isendid võivad koosluses olla jaotunud enam-vähem juhuslikult või olla märgatavalt koondunud (agregeerunud) rohkem või vähem selgesti eraldatud laikudesse, mille vahel liik puudub või esineb harvalt. Kõrge koondumise (agregeerumise) aste võib olla väljendatud suhteliselt, nagu "kohati ohter"



"kohati sage" jne. Kui agregeerumine on vähem märgatav, kiputakse ülehindama seda liiki, mille silmatorkavus on laigulise esinemisviisi tõttu suurem. Ruumilise jaotumuse iseloom on väga tähtis koosluse struktuuri mõistmisel, mistõttu jaotumust on detailselt käsitletud ühes järgmistest peatükkidest.

Liikide osatähtsuse hinnangute käsutamist käsitleti kaunis üksikasjaliselt seepärast, et nende iseloomu ei tunta sageli küllalt põhjalikult, mistõttu seda meetodit rakendatakse harilikult kui elementaarset ja otsest, mis nagu ei vaja mingit detailset kaalutlemist. Kui alus on kontrollitud, on endastmõistetav, et väärtuslike andmete saamiseks on tarvilikud hool ja kogemus, ja et kõige paremal juhul sisaldab see meetod tunduvat viga. Meetod sobib paremini koosseisult sarnaste ja ühesuguse välisilmega koosluste kui mitmesuguseid kasvuvorme sisaldavate koosluste kirjeldamiseks ning võrdlemiseks.

Frekventsuse kõrgeima astme korral kasutatakse tavaliselt mõistet "dominant". See termin on õigupoolest ebaõnnestunud, kuid nähtavasti liiga laialt läbi löönud, et seda uuega asendada. Praktikas ei tähenda see midagi muud, kui kõrgeimat arvukuse ja katvuse hinnet uuritavas koosluses. Paljud uurijad pooldavad enamal või vähemal määral taimekoosluse organismina käsitlemise seisukohta<sup>4</sup>, ja kalduvad segi ajama dominandi seda käsitlust mõistega dominantsusest kui astmest, mil määral koosluse teised liigid olenevad antud liigist (alates allasurumisest konkurentsi tõttu kuni stimuleeriva mõjuni). On selge, et mõnesugune viimast laadi mõju ülejäänutele on sageli nenditav liikide nimestikus dominantidena figureerivatel liikidel, kuigi peale kõrgeima frekventsuse hinde ei ole mingit muud alust seda arvata. Liik võib olla koosluse dominant üheaegselt mõlemas mõttes, kuid see ei tarvitse tingimata nii olla, mistõttu dominantsust teises mõttes ei saa pidada isendastmõistetavaks. Ilmselt oleks parem "dominanti"

<sup>4</sup> Kriitika vt. Vaga (1940). Fütotsoonoloogia põhiküsimusi. - Toim.

osatähtsusest olulisema liigi mõttes nimetada iseseisva terminiga. Koosluse dominantliiki võiks siis defineerida liigina, mis saavutab suurima mõju koosluse teiste liikide üle ja on ise nende poolt minimaalselt mõjustatud<sup>5</sup>. Koosluste dominantliigi määramine selles kitsas mõttes haaraks kestvaid uuringuid kui mitte kõigis, siis enamikus kooslustest, kaasa arvatud autökoloogilised tööd kõigi tähtsamate liikide osas. See oleks nähtavasti kõige väiksemate raskustega seotud metsades, kus puurindes esineb üksainus liik. "Dominandi" kolmandat tähendust esineb juhuslikult ökoloogilises kirjanduses, nimelt kasutatuna üksiku puu kirjeldamiseks, mis ulatub puistu võrastikust rohkem kui poole võra suuruse võrra üle. Sel kujul kasutatakse seda laialdaselt metsanduses koos täiendava terminiga "predominant" (parem, "üleulatuva") puude kohta, mis ulatuvad pidevast võrastikust üle. Richards jt. (1940) soovitasid kasutada liigi kõrgeima osatähtsuse hindena terminit "dominant" (ökol.), kui võib tekkida arusaamatusi domineerimises mõlemas tähenduses.

Et hinnata protsentuaalse frekventsuse meetodi väärtust, tuleb eelnevalt vaadelda mitmesuguseid taimkatte kvantitatiivseid näitajaid. Selliseid näitajaid on palju ning detailselt on oluline käsitleda ainult kõige tähtsamaid. Need jagunevad kahte kategooriasse: sellised, mille puhul saadud numbrilised väärtused on (vaatlusvea piires) nende määramiseks kasutatud meetodist sõltumatud, ja sellised, mille väärtused olenevad proovivaliku viisist. Viimased on tähtsad üksnes koos kasutatud meetodi iseloomustamisega. Esimesel juhul, absoluutsete näitajate

<sup>5</sup> See läheneb Sukatšovi (1925) edifikaatori mõistele. Seetõttu on otstarbekam jätta "dominant" osatähtsusest ülevalitsevate liikide tähistamiseks, kasutades teises tähenduses terminit "edifikaator", nagu on soovitatud ka ingliskeelses kirjanduses (Goodall, 1966). Vrdl. lõigu lõpuosa-ga. - Tõlk.



seas on kõlge tähtsamad arvukus, katvus ja mitmesugused saagikuse näitajad. Mitteabsoluutsetest näitajatest on ainsana oluline frekventsus.

Arvukus on ohtruse (isendite arvu) näitaja pinnauhikul. Loendamise objektideks võivad olla taimeindiviidid (isendid) või taimeosad olenevalt käsitletavate liikide morfoloogiast. Nii on puude või üheaastaste taimede indiviidid tavaliselt hõlpsasti eraldatavad, seevastu paljude mitmeaastaste, risoomi ja rosette moodustavate taimede puhul on üksikisendi eraldamine raske või võimatu. Isegi kui isendid on äratuntavad, ei tarvitse nad alati olla kõige sobivamaks loendamise üksuseks nende suuruse laia varieerumise tõttu, näiteks kõrreliste puhmikud, mille puhul on kõige vastuvõetavamaks üksuseks võsu. Mõiste "keskmine pind", mis esitati Kylini (1926) poolt defineerituna kui arvukuse pöördmõiste, on mõnikord kasulik. Arvukus on määratav otsese loendamise teel sobivatel proovipindadel. Arvukus on pöördvõrdeline isendite keskmise vahekaugusega ja viimasel ajal osutatakse tähelepanu võimalusele kasutada selle kauguse mõõtmist arvukuse määramisel, et vältida proovipindade eraldamise vajadust (vt. Cottam ja Curtis, 1956). Kahjuks on keskmise vahekauguse määramine raskendatud sõltuvalt isendite ruumilisest paigutusest. Sellekohaseid kitsaskohti käsitletakse peatükis 2.

Katvust ehk katteväärtust defineeritakse kui osa maapinnast, mis on hõivatud uuritavate liikide isendite maapealsete osade ristprojektsioonidest. Selle iseloom avaldub võib-olla kõige selgemini märkuses, et kui kooslus maapinna tasemel koosneb ainult ühest liigist ja on valgustatud ülevalt, siis vari tähistab selle liigi katvust. Katvus väljendatakse tavaliselt protsentides ja tuleb rõhutada, et koosluse kõikide liikide summaarne katvus võib ületada ja tihti ületabki 100 %, välja arvatud avakooslused. See järeldeb ühe liigi isendite osade kattumisest teise või paljude liikide indiviidide osadega, mis on tavaliseks nähtuseks liitunud kooslustes.



Katvust hinnatakse või mõõdetakse. Hinnangud sõltuvad uurija ülalpool käsitletud subjektiivsest eripärast (kuigi vähemal määral, kuna haaravad ainult üht tunnust). Katvuse hindamiseks on soovitatud mitmesuguseid viise. Vastav kirjanduse ülevaade on hiljuti esitatud D. Browne (1954) poolt.<sup>6</sup> Katvuse määramiseks võib kasutada punktproovi meetodit, mis seisneb liigi esinemise või puudumise kindlakstegemises kirjeldatava koosluse paljude punktide kohal. Protsent punktidest, mille kohal liik esineb, annab protsentuaalse katvuse. Meetodi teoreetiline alus on lihtne. Kui proovialal on lõplik, kuid minimaalne suurus, võib see olla uuritava liigi indiviidide maaapealsete osadega (projektsioonid) täielikult kaetud, kaetud osaliselt või üldse mitte. Kui proovipinda vähendada, on see enamasti kaetud kas täielikult või üldse mitte, kuni (kui proovipind on lõpmatult väike, s.o. punkt) on alati kas täielikult või üldse mitte kaetud. Seni, kuni proovipind on lõpliku suurusega, võib kogu uuritavat ala (prooviaala) vaadelda koosnevana suurest, kuid lõplikust arvust sellistest proovipindadest, millest igaüks vastab ühele kategooriatest: täielikult kaetud, osaliselt kaetud, katmata. Kui proovipinna suurus väheneb, läheneb osaliselt või täielikult kaetud proovipindade hulk (võetud proovipindade koguarvust) järjest enam liigi katvusele. Lõpuks, kui proovipinna suurus muutub punktiks, on kaetud proovipindade osa lõpmatult suurest hulgast proovipindadest võrdne liigi katvusega. Punktid, mida ühes uurimistöös tegelikult kasutatakse, on mõistliku valiku puhul esindlikuks väljavõtteks lõpmatult suurest arvust võimalikest punktidest, andes tegeliku katvuse hinnangu, mille täpsust saab suurendada soovitud täpsustasemeni väljavõtte (punktide arvu) suurendamisega.

Praktikas kasutatav proovipinna suurus pole muidugi tõeline punkt. Warren Wilson (1959, a, b) kasutas kepi otsa paigutatud teravat varrast, võttes arvesse ainult

---

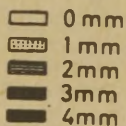
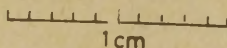
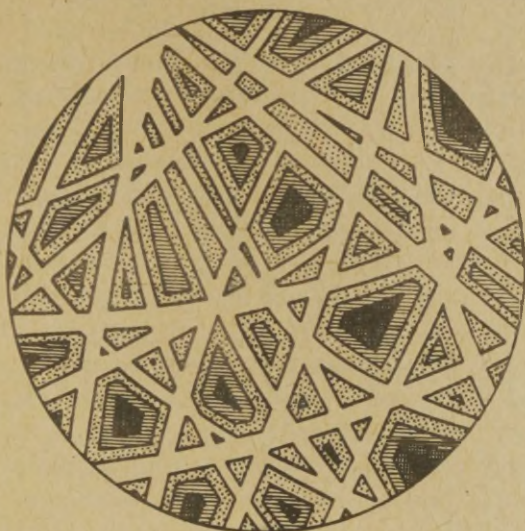
Venekeelne tõlge: Д. Браун. 1957. Методы исследования и учета растительности. М. - Тõlk.

puuted varda teravikuga; Winkworth ja Goodall (1962) kirjeldasid vaatlusseadeldist, milles oli liidetud kaks niit-ristikut (ristuvate traadikeste paari). Mõlemad meetodid annavad punktile väga lähedase väärtuse. Sagedamini on aga kasutatud pikki vardaid, mis lastakse vajuda läbi taimede. Kindla läbimõõduga varraste kasutamine annab tõelisest katvusest suuremaid tulemusi, kuna varras puudutab ka neid taimi, mida varda telg poleks puudutanud. Selle efekti suurust sagedasti ei mõisteta, (Vrd. andmetega tabelis 1 ja joonisel 1, mõlemad Goodallilt (1952 b), kes annab punktproovi meetodi kriitilise arutelu. Tabelis toodud andmed vardale diameetriga 0 on saadud ristatud traatide seadeldisega.)

Basaalpind on, nagu üldiselt mõistetakse, mõnevõrra katvuse sarnane näitaja, kujutades endast maapinna osa, mis on hõivatud liigi poolt. (Seda terminit on kasutatud ka katvuse asemel, näiteks West, 1937.) Basaalpinnal on eriline väärtus mätastena kasvavate liikide puhul. Selle hindamine ja mõõtmine toimuvad samuti nagu katvuse määraminegi, erinevusega, et määramisel arvestatakse proovipunktis olevaid taimevõsude, tüvede ja mätaste aluseid, mitte aga nende kohal olevaid maapealseid osi (lehti).

Katvuse määramise teiseks meetodiks on taimeprojektsioonide läbilõikejoonte kogupikkuse hindamine joontransektil. Osa joontransekti kogupikkusest, kus antud liik on lõigatud, annab selle liigi katvuse mõõdu. Sel meetodil on ilmseid eeliseid kasutamiskiiruse ja kindla suurusega punktide kasutamisest tuleneva ülehindamise ärajäämise tõttu, kuid sisaldab mõningat ebatäpsust sellepärast, et igal taimeisendil tuleb eeldada kindlat piirkonda, milles tal on 100 %-line katvus. Seega sobib see meetod hästi basaalpinna mõõtmiseks, samuti katvuse määramiseks tihedaid mättaid moodustavate liikide puhul, kus see tingimus on peaaegu täidetud, kuid on vähese kasutatavusega taimkattes, kus liigid on omavahel segamini. Meetod on samuti vastuvõetav puude ja põõsaste võrastiku liitu-





Joon. 1.

Osa Ammophila arenaria mätta projektsioonist, kus on näidatud pinnaosad, mille kohal erineva diameetriga vardad puudutaksid lehti. Tugevama viirutusega vöönd hõlmab ka hõredama viirutusega vööndid (Goodall, 1952b, ajakirjast "Australian Journal of Scientific Research").



T a b e l 1

Frekventsus (protsentides) erineva läbimõõduga varraste ja lehtede vaheliste puudete põhjal (Goodall, 1952 b, Aust. J. Sci. Res. 10a)

Asukoht	L i i k	Punktide arv	Frekventsus (%) olenevalt varda diameetrist (mm)			Tõenäosus (P) olenevalt nõela diameetrist	
			0	1,84	4,75	0 - 1,84 mm	1,84 - 4,75 mm
Seaford	<i>Ammophila arenaria</i>	200	39,0	66,5	71,0	< 0,001	> 0,05
	<i>Ammophila arenaria</i>	200	60,5	74,0	82,0	0,001-0,01	> 0,05
Black Rock	<i>Ehrharta erecta</i>	200	74,5	87,0	93,5	0,001-0,01	0,01-0,05
Sorrento	<i>Lepidosperma concavum</i>	200	19,5	22,0	27,5	> 0,05	> 0,05
	<i>Spinifex hirsutus</i>	200	35,0	48,5	61,0	0,001-0,01	0,01-0,05
Garlton	<i>Fumaria officinalis</i>	200	20,5	31,5	30,0	0,01-0,05	> 0,05
	<i>Ehrharta longiflora</i>		24,5	25,5	37,5	> 0,05	0,01-0,05
	<i>Puuteta</i>		53,0	42,5	38,5	0,01-0,05	> 0,05
	Kokku		98,0	99,5	105,0		
	<i>Lolium perenne</i>	200	65,0	85,5	82,5	< 0,001	> 0,05

vuse mõõtmiseks, milline tunnus on mõnikord oluline ja ei tarvitse tingimata võrdne olla nende katvusega, kuivõrd katvuse ja võrastiku liituvuse vastavus oleneb avade hulgast lehtede mosaiigis.

Saagikuse näitajad vajavad mõningat eriselgitust. Need saadakse pinnaühikul produtseeritava aine hulga määramisel, mis sooritatakse sarnaselt arvukuse määramisega, kus taimeühikute loendamine on asendatud äralõigatud taimeosade kogumisega. Mõnedes niidutüüpides saab taimse materjali massi hinnata kaudsel teel, kohandades punktiproovi meetodit. Kui on protokollitud mitte ainult liikide esinemine või puudumine iga proovipunkti kohal, vaid ka iga liigiga tehtud puudete koguarv, saab tugineda empiirilisele sõltuvusele eri liikide puudete proportsioonide ja neile vastavate taimse materjali kaaluosade vahel. Puudete proportsioonide sellise tõlgendamise kehtivus oleneb ilmselt eeldusest, et eri liikidel on sarnane kasvuvorm. Kus seda võib nentida, on meetod eriti väärtuslik, sest võimaldab määrata saagikust taimkatet hävitamata, nii et vaatlusi saab korrata edaspidigi, vajaduseta arvestada rikkumisest tulenenud muutusi. Saagikuse määramised on olnud rakendusbotaanikas loomulikult laialt kasutusel, näiteks kuivkaal karjamaade hindamisel, puiduvaru metsanduses. Suhteliselt palju vähem on neid kasutatud geobotaanikas, kuigi saagikus on oluline selliste probleemide puhul nagu huumuse või mineraalainete ringkäigu uurimine, kus on tähtis tunda taimse materjali ladestumist mullas.

Ülalkäsitletud näitajad on teoreetiliselt sisult lihtsad, kuid nende tegelikul määramisel looduses võib esineda raskusi. Frekventsus seevastu on kvantitatiivsetest näitajatest enamasti kõige kergemini määratav, kuid raskem on mõista tema bioloogilist olemust. Kindla suurusega proovipindadel määratud liigi frekventsus on selle liigi leidmise tõenäosus mingil niisama suurel üksikul proovipinnal. Frekventsus määratakse kirjeldatavas taimkattes juhusli-

kult paigutatud proovipindade seeria uurimisel, kus protokollitakse kõikidel proovipindadel leiduvad liigid. Proovipindade arv, millel liik registreeriti, väljendatuna osana või protsentides proovipindade üldarvust, on liigi esinemise tõenäosuse hinnang mingil üksikul proovipinnal, s.o. frekventsus. Määramise täpsust võib suurendada soovitud tasemeni proovipindade arvu suurendamisega. Definitsioonist tuleneb, et frekventsuse numbrilisel väärtusel on mõte ainult seostatult kasutatud proovipinna suuruse ja kujuga. Proovipinna suurendamine põhjustab tingimata ka liigi esinemise tõenäosuse suurenemise igal üksikul proovipinnal.

Frekventsuse määramise lihtsust, võrreldes tiheduse ja katvuse määramisega, on ökoloogid kõrgelt hinnanud. Frekventsuse üks puudusi seisneb selles, et transekti või võrgu mingis teatud lõigus kehtivat frekventsust pole võimalik määrata tavalisel juhuslike proovipunktide meetodil. Väike ruut arvukuse loendamiseks või raam näiteks 10 või 20 vardaga katteväärtuse määramiseks punktmeetodil asetatakse kindlasse paika transektil või võrgul. Saadud väärtus, vaatamata suhteliselt suurele vaatlusveale, on seostatav kitsa piirkonnaga transektil või võrgul. Pinnad, millel määratakse frekventsust juhuslikes punktides, peavad olema suhteliselt suuremad ja saadud väärtus pole nii täpselt lokaliseeritav, kuigi on seejuures vastavalt väiksema katseveaga kui arvukuse või katvuse üksikmääramised. Seetõttu on palju raskem kindlaks teha frekventsuse korrelatsiooni kasvukohafaktoritega, mis muutuvad ka väikestel pindadel. See raskus on suures osas likvideeritav, kasutades üsna sarnast näitajat, mida võiks nimetada lokaalfrekventsuseks. Lihtsa ruudu asemel, milles protokollitakse esinemine või puudumine, koosneb prooviühik ruudust, mis on jagatud mitmeks väiksemaks ruuduks, näiteks 25 cm küljega ruut, mis on jagatud 25 ruuduks  $5 \times 5$  cm. Esinemine või puudumine tehakse kindlaks igas allühikus (seksioonis). Vaatamata suhteliselt suurele katseveale on saadud väärtus lokaliseeritav tunduvalt väiksemale pinnale kui pinnasuurus, kus on teostatav ruutude juhuslik paigutamine.

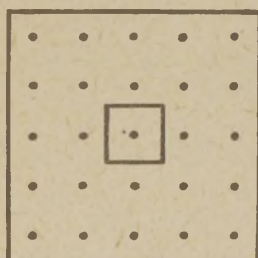


Liigi alatus<sup>7</sup> proovipindadel on tõlgendatav kahel erineval viisil. Tavaliselt mõeldakse proovipinnal juurdunud isendit või selle osa. Teisel juhul võib esinemise tunnuseks arvestada taime mõne maapealse osa kohalolu. Kui frekventsuse määramisel on vaja eristada neid kaht erinevat tähendust, tuleks kasutada vastavalt "juurfrekventsust" ja "võsufrekventsust". Enamiku liikide puhul ilmneb samas koosluses selgesti palju kõrgem võsu- kui juurfrekventsus. Järgnevalt käsitletakse frekventsust juurfrekventsusena, kui võsufrekventsus pole eraldi märgitud.

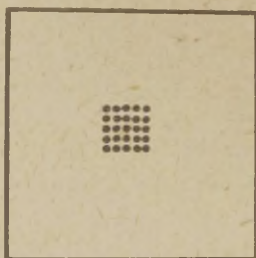
Juurfrekventsus on ilmselt sõltuv arvukuse absoluutväärtustest. Kahes muude tunnuste poolest sarnases koosluses, kus ühes on mingi liigi arvukus suurem kui teises, on selle liigi frekventsus kõrgem koosluses, kus tal on suurem arvukus. Samasugune seos on võsufrekventsuse ja katvuse vahel. On tehtud palju katseid frekventsuse ja arvukuse vahelise täpse sõltuvuse kindlakstegemiseks nii empiirilisel kui teoreetilisel. Raskus seisneb selles, et frekventsus sõltub mitte üksnes indiviidide arvust pinnal, vaid ka sellest, kuidas need vaadeldaval pinnal on jaotatud, või teiste sõnadega, jaotumusmõsaiigist. Jaotumusviisi mõju on illustreeritud graafiliselt joonisel 2. Igas ruudus on sama arv üksikuid taimi tähistavaid punkte, nii et kõigis kolmes ruudus on tihedus võrdne. Joonisel 2 (a) on isendid jaotunud regulaarselt. Kui niisugust kooslust uurida näidatud suurusega ruuduga, saadakse frekventsus 100 %, kuna maksimaalne vahemaa naaberindiviidide vahel on väiksem kui ruudu lühim dimensioon. Joonisel 2(b) on näidatud vastandlik äärmus kõigi indiviidide esinemise-

---

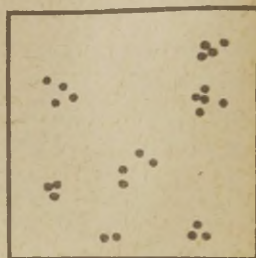
<sup>7</sup>Alatus (presence) on fütotsönoloogilises kirjanduses sagedamini kasutatav konstantsusena, mis on määratud mitte kindla suurusega proovialade, vaid lihtsalt küllalt suure pindalaga koosluste liiginimekirjade alusel. - Tõlk.



(a)

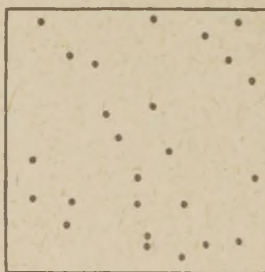


(b)



(c)

Joon. 2. Kolm erinevat jaotumust sama tiheduse juures.  
 Prooviruut on paigaldatud joonisel (a), vt. teksti.



Joon. 3. Juhuslik jaotumus.

ga lähestikku pinna ühes osas. Siin annab sama ruudusuurus madala frekventsuse. Joonis 2 (c) esitab vahepealse võimaluse, mis on kõige sarnasem looduses tavaliselt esineva olukorraga, kus indiviidid moodustavad mitmeid üksteisest enam-vähem eraldatud gruppe. Siin saadakse kahe eelmise arvu vahepealne frekventsus.

Frekventsus oleneb seega osalt arvukusest ja osalt jaotumusest. Sellel faktil on nii häid kui halbu külgi. Üks puudus ilmneb frekventsuse hinnangute kasutamisel, kus need kaks erinevat näitajat hinnatakse samal skaalal, mille tulemusena liik võib omada samasugust frekventsust kooslustes, mille taimkatte ilmestamisel see liik etendab täiesti erinevat osa. Teiselt poolt kirjeldab frekventsus teatud määraneni üheaegselt taimkatte kaht tähtsat tunnust, mis teeb tarbetuks nendevahelise subjektiivse võrdluse. Kui mõlemad tunnused oleksid kirjeldatavad ilma suure lisatöö vajaduseta, oleks frekventsuse kasutamisest väga vähe tulu.

Arvukus, nagu me juba nägime, on hõlpsasti määratav tingimusel, et uuritaval liigil oleks ühikuid, mida on võimalik loendada, kuid nende arvu määramine on sageli aeganõudev. Jaotumus pole kunagi nii korrapärane, et seda oleks võimalik täielikult kirjeldada mõne lihtsa matemaatilise vahendiga. Siiski võib sageli leida ligikaudse väljendi, mida saab esitada suhteliselt lihtsal viisil. Jaotumuse määramise võtted (käsitletakse peatükis 3) on kiirelt arenemas, kuid näib, et võrreldes frekventsuse lihtsa hindamisega on need alati töömahukad. Paljude eesmärkide puhul on frekventsuse kasutamisest tulenev võimalik informatsioonikadu tasakaalustatud suure võiduga taimkatte kirjeldamise kiiruses. Sellest tulenevalt näib frekventsuse määramine jäävat endiselt tähtsaks uurimismeetodiks.

Kui isendite jaotumusel on matemaatiliste vahenditega täielikult kirjeldatav kuju, on võimalik arvutada prooviruudu kindlale suurusele ja faktilisele tihedusele vastavat frekventsust, ehkki selle sooritamine võib olla tööma-



hukas ja peale selle ka väikese praktilise väärtusega. Siiski, kui isendid on koosluses jaotunud täiesti juhuslikult, on tegemist kindla ja kergesti arvutatava sõltuvusega arvukuse ja frekventsuse vahel. Sõltuvuse praktiline väärtus arvukuse määramisel frekventsuse järgi, millele varasemad uurijad lootsid, on samuti tagasihoidlik, kuna me teame nüüd, et enamasti pole taimed jaotunud juhuslikult. Siiski on mittejuhuslike jaotumuste bioloogilise tõlgitsemise seisukohalt tähtis tunda teatud arvukusele ja ruudusuurusele vastavat juhusliku jaotumuse frekventsust kui alust vaadeldud jaotumuste võrdlemiseks.

Juhusliku jaotumuse iseloomu ei mõisteta alati küllaldase selgusega. Sellise jaotumuse korral on isendi esinemine ühte viisi tõenäone kõigis uuritava ala punktides. Joonis 3 illustreerib punktide juhuslikku jaotumust ruudus. Joonise koostamisel kasutati ruudu kaht külge koordinaattelgedena juhuslike arvude tabelist saadud numbrite paigutamiseks. Vaadeldes regulaarjaotumust (joon. 2a), nagu näiteks puude paigutus õunapuuaias, näeme, et ühe indiviidi leidmise tõenäosus pole kogu alal ühtlane, vaid on kõrge kujutletava võrgu sõlmekohtades. Teiste sõnadega, juhusliku jaotumuse puhul ei tõsta ega vähenda ühe isendi esinemine teise isendi esinemise tõenäosust esimese vahetus läheduses. Regulaarjaotumuse puhul on see tõenäosus madalam ja laigulise (agregeerunud) jaotumuse (joon. 2 c) puhul kõrgem.

Nüüd võime pöörduda arvukuse ja frekventsuse sõltuvuse käsitlemisele juhusliku jaotumuse puhul. Oletame, et pindala A sisaldab n isendit ja seda uuritakse prooviruduga, mille pindala on a.

Tähistame suhte  $\frac{A}{a} = r$

ja tiheduse  $\frac{n}{A} = x$ .

Ühe teatud isendi leidmise tõenäosus mingis ruudus on

$$\frac{a}{A} = \frac{1}{r} .$$

Järelikult on selle isendi puudumise tõenäosuseks  $1 - \frac{1}{r}$ .

Mitte ühegi taime (tühja ruudu) leidmise tõenäosus on seega

$$\left(1 - \frac{1}{r}\right)^n .$$

Kuna  $n = Ax = a \frac{A}{a} x = axr$ , võrdub  $\left(1 - \frac{1}{r}\right)^n = \left(1 - \frac{1}{r}\right)^{axr}$ .

Nüüd, kui  $r$  on suur, saame

$$\left(1 - \frac{1}{r}\right)^r = e^{-1}$$

( $e = 1 + 1 + \frac{1}{2!} + \frac{1}{3!} + \dots$ , loomulike logaritmid alus), ja mitte ühtki isendit sisaldava ruudu tõenäosus on  $e^{-ax}$ .

Ainult teatud üksikut isendit sisaldava ruudu tõenäosus võrdub

$$\frac{1}{r} \left(1 - \frac{1}{r}\right)^{n-1} .$$

Et igaüks  $n$  isendist võib ruudus üksikult esineda, on mingit üht isendit sisaldava ruudu tõenäosuseks

$$\begin{aligned} n \cdot \frac{1}{r} \cdot \left(1 - \frac{1}{r}\right)^{n-1} &= n \cdot \frac{1}{r} \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{1}{r}\right)} \cdot \left(1 - \frac{1}{r}\right)^n = \\ &= axr \cdot \frac{1}{r} \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{1}{r}\right)} \cdot e^{-ax} . \end{aligned}$$

Kui  $r$  on suur, läheneb  $\frac{1}{r}$  nullile ja  $1 - \frac{1}{r}$  ühele, ning sellise ruudu leidmise tõenäosus saab kuju

$$ax \cdot e^{-ax} .$$

Samal viisil kujuneb ainult kahe teatud isendi leidmise tõenäosuseks mingis ruudus

$$\left(\frac{1}{r}\right)^2 \cdot \left(1 - \frac{1}{r}\right)^{n-2}.$$

Kaks isendit võivad olla n isendi hulgast valitud

$$\frac{n(n-1)}{2!}$$

viisil, nii et mingi kahe isendi leidmise tõenäosuseks mingis ruudus

$$\frac{n(n-1)}{2!} \cdot \left(\frac{1}{r}\right)^2 \cdot \left(1 - \frac{1}{r}\right)^{n-2} =$$

$$= \frac{n(n-1)}{2!} \cdot \left(\frac{1}{r}\right)^2 \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{1}{r}\right)^2} \cdot \left(1 - \frac{1}{r}\right)^n =$$

$$= \frac{axr(axr-1)}{2!} \cdot \left(\frac{1}{r}\right)^2 \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{1}{r}\right)^2} \cdot e^{-ax} =$$

$$= \frac{ax(ax - \frac{1}{r})}{2!} \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{1}{r}\right)^2} \cdot e^{-ax} =$$

$$= \frac{(ax)^2}{2!} \cdot e^{-ax} \quad (\text{kui } r \text{ on suur}).$$

Nii on kolme isendit sisaldava ruudu leidmise tõenäosus võrdne  $\frac{(ax)^3}{3!} \cdot e^{-ax}$ , ja üldistatult iseloomustab 0, 1, 2, 3, ..., n, ... isendiga ruutude leidmise tõenäosust järgmine rida:

$$e^{-ax}, axe^{-ax}, \frac{(ax)^2}{2!} e^{-ax}, \frac{(ax)^3}{3!} e^{-ax}, \dots, \frac{(ax)^n}{n!} e^{-ax}, \dots$$



See konvergentne seeria on tuntud Poisson' reana. Tõenäosuste summa peab andma 1, mis on kergesti demonstreeritav:

$$e^{-ax} + ax e^{-ax} + \frac{(ax)^2}{2!} e^{-ax} + \frac{(ax)^3}{3!} e^{-ax} + \dots + \frac{(ax)^n}{n!} e^{-ax} + \dots = e^{-ax} \left( 1 + ax + \frac{(ax)^2}{2!} + \frac{(ax)^3}{3!} + \dots + \frac{(ax)^n}{n!} \right) = e^{-ax} \cdot e^{ax} = 1.$$

Praktikas väljendatakse Poisson' rida sageli märksa sobivamal kujul:

$$e^{-m}, m e^{-m}, \frac{m^2}{2!} e^{-m}, \frac{m^3}{3!} e^{-m}, \dots, \frac{m^n}{n!} e^{-m} \dots,$$

kus  $m = ax$  on keskmine isendite arv ruudus (tihedus). Frekventsus on see osa ruutudest, mis sisaldab vähemalt ühe isendi, s.o.  $1 - e^{-m}$ , või protsentuaalne frekventsus

$$F = 100 (1 - e^{-m}).$$

Seega võrdub arvukus ruudul

$$m = -\log_e \left( 1 - \frac{F}{100} \right).$$

Sõltuvus arvukuse ja frekventsuse vahel on niisiis logaritmiline ja mitte lineaarne, nagu mõned varasemad uurijad oletasid. Seda asjaolu rõhutasid Svedberg (1922), Kylin (1926) ja teised, kuid sageli ei mõisteta seda veel praegugi.

Keldades, et jaotumus on juhuslik, on arvukus määratav frekventsuse järgi. Edasi, mingile soovitud suurusega ruudule vastav frekventsus on arvutatav teatud suuru-

sega ruudu frekventsuse alusel. Kui  $F_1$  on frekventsus rüudus suurusega  $a_1$  ja  $F_2$  frekventsus rüudus suurusega  $a_2$ , siis:

$$F_1 = 100 (1 - e^{-a_1 x}) \text{ ja}$$

$$F_2 = 100 (1 - e^{-a_2 x}) \text{ ning}$$

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{1 - e^{-a_1 x}}{1 - e^{-a_2 x}},$$

või kui kasutada sõltuvusele parema kuju andmiseks protsentuaalset liigi puudumise frekventsust:

$$100 - F_1 = 100 e^{-a_1 x} \text{ ja}$$

$$100 - F_2 = 100 e^{-a_2 x}, \text{ millest}$$

$$\frac{100 - F_1}{100 - F_2} = \frac{e^{-a_1 x}}{e^{-a_2 x}} \text{ ja}$$

$$\log_e \left( \frac{100 - F_1}{100 - F_2} \right) = a_2 - a_1 \text{ ehk}$$

$$\log_{10} \left( \frac{100 - F_1}{100 - F_2} \right) = 0.4343 (a_2 - a_1).$$

Juhuslike jaotumuste suhtelise harulduse tõttu ei ole need seosed eriti olulised. Enne frekventsuse kasutamist arvukuse määramisel on vaja teha kindlaks jaotumuse tüüp,

mis tavaliselt on töömahukam ülesanne kui otsene arvukuse määramine. Arvukuse hindamiseks võib frekventsus sobida üksikute probleemide puhul, nagu näiteks sama koosluse tiheduse väikeste muutuste uurimine pikema aja jooksul. Isegi siis, kui jaotumus pole juhuslik. saab sellistel juhtudel püstitada empiirilise sõltuvuse arvukuse ja frekventsuse vahel. Nii on mõnikord proportsioonis protsentuaalse puudumise logaritmid ja arvukus, kuid protsentuaalse puudumise alusel arvutatud arvukust tuleb tõeliste väärtuste saamiseks korrutada mingi konstandiga (Blackman, 1942). Lynch ja Schumacher (1941) tõestasid lineaarse seose olemasolu Põhja-Ameerika läänepiirkonna männikutes tõusmete osana väljendatud frekventsuse ja tiheduse logaritmi vahel. Goodall (1952 a) märgib, et mainitud seosed vihjavad erilist tüüpi mittejuhuslikele jaotumustele.

Pärast frekventsuse loomuse sellist käsitlust vajab koosluste kirjeldamise protsentuaalse frekventsuse meetod mõningaid lisakommentaare. Nüüd mõistame, et Raunkiaeri meetod ei anna iga liigi taimse massi hulka, nagu esialgu usuti, vaid on mitme erineva tunnuse ebamäärane koondhinnang, mille põhiline väärtus seisneb selle määramise kiiruses. Oma varasematest vaatlusandmetest tuletas Raunkiaer (1918, vt. Raunkiaer, 1934) "frekventsuse seaduse". Kui koosluses leiduvate liikide kogusumma on jaotatud järgnevasse viide klassi:

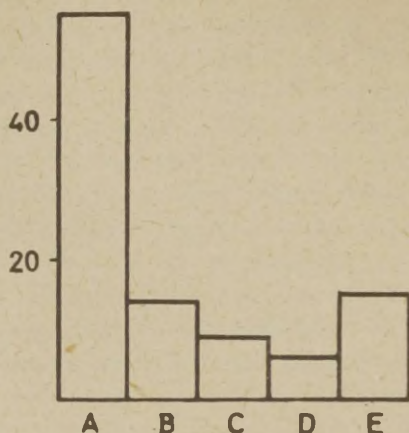
A	frekventsus	0 - 20 %
B	"	21 - 40 %
C	"	41 - 60 %
D	"	61 - 80 %
E	"	81 - 100 %,

väidab frekventsuste jaotumise seadus, et

$$A > B > C \geq D < E.$$

Viimast illustreerib joonis 4.





Joon. 4. "Frekventsuse seadus". Koguandmed paljude Skandinaavia taimekoosluste kohta (Raunkiaer, 1934). Frekventsusklassid A, B ... on kõrvutatud sellesse klassi kuuluvate liikide protsendiga (vaadeldava koosluse liikide koguarvust).

Üldine langus esimeses kolmes või neljas klassis vastab botaanikute väliandmetele selles osas, et harva esinevaid liike on rohkem kui tavalisi, olenemata uuritavast alast. Tõus viiendas klassis oli ootamatu ja selle selgitusi on arendatud hulgaliselt. Viimased on teinud kahteene mõnelegi assotsiatsiooni defineerimise katsele. Nagu märkis Kylin (1926), on pakutud tõlgendused olulise väärtuseta selle tõttu, et saadava kõvera kuju on suures osas määratud proovivaliku meetodiga (vaata ka Ashby, 1935), mistõttu neid siinkohal ei käsitleta. Raunkiaeri frekventsusklasside piiridele vastavad arvukused on toodud tabelis 2. Ilmneb, et kolmas klass haarab arvukuse astmed kuni 0,405-ni ja neljas klass 0,693-ni, kuid viies klass

hõivab kõik tihedused, alates 1,609 kuni maksimumini. See maksimumväärtus on teoreetiliselt limiteeritud ühe indiviidi suurusega<sup>8</sup>, mis on väike, võrreldes tavaliselt kasutatava ruudusuurusega. (Paljud uurijad, järgides Raunkiaeri, on kasutanud 1/10-ruutmeetrisi ruute, s.o. ruute 31,6 cm küljega.) Praktikas esineb sageli arvukust, mis ületab mitmekordselt 1,609<sup>9</sup>. Viies klass hõlmab seega arvukuse astmeid ulatuses, mis ületab eelmised klassid koosvõetuna, ja sinna langeb vastavalt ka suurem arv liike; s.o. vastavalt ulatuslikumale tihedusastmestikule liikide arv suureneb rohkem kui vastukaalustamine liikide väljalangemisega suurenenud tiheduse tõttu. Kui jaotumus on ühtlasem kui juhuslikkuse alusel eeldatav, on frekventsusklasside arvukuste piirid madalamad ja tõus viien-das klassis avaldub veelgi enam. Kui liigid on agregeerunud, siis klasside mahud avarduvad, kuid efekt esineb siiski, välja arvatud juhul, kui agregeerumine on väga tugevaastmeline. Käsitledes harvade ja tavaliste liikide arvulisi suhteid, näitas Preston (1948), et Raunkiaeri frekventsusseadusena väljendatud andmed on kooskõlas olemisega, et harulduse ja tavalisuse eri astmetele vastav liikide arv ühtib loomulike logaritmidel kõveraga. (Siinkohal viitavad 'haruldane' ja 'tavaline' liigi isendite arvukusele assotsiatsioonil või mõnes teises statistilises kogumis.) Ent niisama hästi võivad tulemused olla kooskõlas ka teiste oletustega liikide arvuliste vahetõrgete (sageduse) kohta erinevates harulduse astmetes (vt. Williams, 1950). On selge, et niisuguse sageduskõvera täpne kuju on faktorite kompleksist, kaasa arvatud popu-

---

<sup>8</sup> Vt. ka T. Frey (1967). ENSV TA Toim., 1. - Tõlk.

<sup>9</sup> See fakt tuleneb eeskätt Poisson' jaotuse ebasobivusest juhuslike jaotumuste üldmudelina, ning viitab vajadusele rakendada teistsuguseid matemaatilisi vahendeid. - Tõlk.

T a b e l 2

Juhusliku jaotumuse teatud frekventsusele vastavad arvukused (vt. ka lisa B, tabel 6)<sup>10</sup>

Frekventsus %	Arvukus (isendite arv ruu- du kohta)	Arvukuse ulatus Raun- kiaeri frekventsusklas- sides
0	0	0.223
20	0.223	0.288
40	0.511	0.405
60	0.916	0.693
80	1.609	(1.609-st
100	$\infty$	maksimumini)

latsioonide moodustamine eri liikide isendite suhtelise arvukuse mõttes, eri liikide isendite poolt kujundatud jaotumusmosaiik, samuti kasutatud ruutude suurus, ja võimalik (Williams, 1950), et ka nende arv.

Võrsefrekventsuse ja teiste taimkatte tunnuste vahelise seosele on osutatud vähe tähelepanu. Võime oletada, et võrsefrekventsuse ja katvuse vahel on samasugune seos nagu juurfrekventsuse ja arvukuse vahel. Blackman (1935) näitas tugeva korrelatsiooni olemasolu valge ristiku (*Trifolium repens*) katvuse ja protsentuaalse puudumise vahel niidukooslustes. On endastmõistetav, et katvus ei saa olla jaotunud juhuslikult, vaid põhjustab alati agregeerumise kõrge katvuse pindade näol, mille vähimaks suuruseks on üks taimisend. Seepärast ei ole katvuse juhuslikule jaotumusele vastaval võrsefrekventsuse ja katteväärtuse vahelisel teoreetilisel seosel praktilist väärtust. Blackmani

<sup>10</sup> Vt. lisa lk. 180. - Tõlk.



vaatlused näitavad, et vähemalt mõnel juhul on võimalik kindlaks teha empiirilist sõltuvust, millest intensiivsete uurimiste puhul on samasugune kasu kui arvukuse ja juurfrekventsuse vahelisest empiirilisest seosest. Järgides Archibaldi (1952) soovitusi, õnnestus Aberdeenis (1954, 1958) juur- ja võrsefrekventsust seostada, vaadeldes raadiust  $r$  omavate taimeühikute frekventsust arvukuse  $d$  puhul ringikujulistel proovipindadel raadiusega  $R$ . Kui oletada juhuslikku jaotumust, on võrsefrekventsus

$$F = 100 (1 - e^{-\pi(R+r)^2 d}),$$

millest on võimalik kahesuguse suurusega proovipindade frekventsuse alusel leida nii arvukust kui ka taime suurus. Ta kohandas samasugust lähenemist ka mulla seente hindamiseks mahuproovide sageduse alusel, kus (Aberdeen, 1955):

$$F = 100 (1 - e^{-\frac{4}{3}\pi(R+r)^3 d}).$$

Nagu teistegi frekventsuse väänduste puhul on seose kasulikkus üldiselt piiratud väliolukorras vaadeldava jaotumuse kõrvalekaldega juhuslikust jaotumusest.

Teatud liigi intensiivse uurimise korral on sageli vaja leida mõni näitaja liigi lopsakuse (vitaalsuse) iseloomustamiseks erinevates tingimustes. Võimalikke tunnuseid on hulgaliselt ja kasutamiseks kõige sobivam neist peaks sõltuma liigi kasvuvormist ning uuritava nähtuse iseärasustest. Olenevalt eriolukordadest võivad olla vastuvõetavad suuruse ja osade arvu otsesed mõõtmised või saagikuse hindamised. Tegelikult on üheks lopsakuse (vitaalsuse) näitajaks kasvuse korduvus (keskmine puudete arv varda kohta punktides, kus toimus vähemalt üks puude), kuna see peegeldab isendi lehtedest moodustunud kihtide arvu. Siinkohal pole tarvidust võimalikel näitajatel üksikasjaliselt peatuda, kuid võib-olla on kasulik rõhuta-

da, et ka vähem ilmsed tunnused võivad olla lopsakuse iseloomustamisel väärtuslikud. Nii leidis Phillips (1954 b), et Eriophorum angustifolium'i lehtede soontetu tipu suhe renjasse labaosasse kajastab lehealgmete tekkimise kiirust lehe pikenemise vältel, ja kasutas seda suhet nende kasvumäärade korrelatsiooni leidmiseks kasvukohatingimustega. Edaspidi näib olevat võimalik, tuginedes paljudele lopsakuse näitajatele, kasutada otsemõjuvate faktorite eritlemisel paljutunnuselist analüüsi. Seda laadi käsitlust on kasutatud nähtavasti ainult agronoomia- ja aianusosalases kirjanduses. Nii kasutas Pearce (1958) nelja õunapuude suuruse näitajat: ümbermõõtu 4-aastaselt ja istutamise ajal, puu kaalu istutamisel ja võra laienemist esimese nelja aasta jooksul. Tal olid andmed paljude puude kohta, mis võimaldas näidata, et suur osa nimetatud tunnuste varieeruvusest on seletatav kahe faktori abil. Üks seostus vitaalsusega, (s.o. tendentsiga kõikvõimalikeks kasvuvaldusteks), ja teine kasvamamineku edumusega (istutusvigadega), avaldudes selles, et mõnedel puudel oli tendents edeneda paremini, teistel halvemini, kui algul võis arvata. Istutusvead olid omakorda seotud mullastikutingimustega, kuid vitaalsus oli suuremas osas määratud pärilike omadustega. Sääraseid lähenemisi saaks edukalt rakendada ka autökoloogilistes uurimustes, et anda vitaalsuse mõistele täpsustatud sisu.

---

"Faktorit" on kasutatud siin mõistes, mis on välja kujunenud paljutunnuselise analüüsi käsitlemisel, ja mis erineb tavalisest ökoloogilisest käsitlusest, viidates eeskätt erinevate muutujate vaheliste korrelatsioonide võrgu olulisusele. Sellist faktorit tuleb käsitleda mõjustatuna rohkemal või vähemal määral ühest või rohkemast ökoloogilisest tegurist, kuid ta võib olla veel teisiti mõjustatud. (Tärnikesega on tähistatud autori joonealused märkused. - Tõlk.)

## II peatükk

### PROOVIVALIK JA VÕRDLEMINE.

Taimkatte koosseisu kvantitatiivsete näitajate väärtus oleneb nende saamiseks kasutatud proovivaliku meetoditest. Kuna kvantitatiivsete väliandmete kogumine on ka parimal juhul aeganõudev ülesanne, on oluline, et kogutud andmed annaksid maksimaalsel hulgal informatsiooni vastavalt kulutatud tööjõule ja ajale. Välja arvatud vähesed erandid, langeb taimkatte kvantitatiivse hindamise eesmärk ühte järgmisest kolmest kategooriast:

a) teatud maa-ala taimkatte üldine kirjeldamine eesmärgiga võrrelda seda taimkattega teistel aladel või samal alal mõnel muul ajal,

b) taimkatte varieeruvuse uurimine antud alal,

c) korrelatsiooni selgitamine taimkatte erinevuste ja ühe või mitme kasvukohateguri vahel.

See jaotus pole ammendav, kuid õigustab ennast. Näiteks ei tarvitse liigilise koosseisu üldiseks kirjeldamiseks sobiv proovivaliku viis olla kõige rahuldavamaks prooviala taimkatte varieeruvuse kindlakstegemisel. Mõnikord on võimalik leida kõlblik proovivaliku menetlus rohkema kui ühe eesmärgi saavutamiseks, küigi võib-olla tulemuste madalama täpsusastme hinnaga. See peatükk puudutab peamiselt esimest, üldise liigilise koosseisu kirjeldamise kategooriat, ehkki mainitakse ka mõningaid üldisi printsiipe, mis on kasutatavad igasugusel uurimisel. Põhjalikuma ülevaate saamiseks proovivaliku teooriast tuleks tutvuda Sampfordi (1962) ja Cochrani (1963) kokkuvõtlike töödega.

P r o o v i v a l i k u l esineb paratamatult subjektiivsuse elemente, sest prooviala piirid, kus võetakse prooviseeria, määratakse uurija poolt vastavalt tema kujutlusele antud eesmärgi jaoks sobivast kirjeldusobjekt



tist. See raskus on vähem tähtis agronoomilises ökoloogias, kus inimtegevusel on taimkatte kujundamisele suur osatähtsus ja tavaliselt mõjub see teatud alale ühetaoliselt. Niipea aga, kui rohumaade uuri ja kasutab põlde (või kultuurniite) oma uurimisobjektina, toetub ta oma suvalisele oletusele, et ühesuguse majandamise mõju põldudel (niitudel) ületab igasugused mullast ja mikrotopograafiast põhjustatud erinevused. Seda subjektiivset elementi ei saa kõrvaldada, kuid on võimalik astuda samme selle mõju vähendamiseks. Esiteks on võimalik maa-ala osi, mille homogeensuse suhtes esineb kahtlusi, uurida eraldi. Kui erinevate osade analüüsitulemuste võrdlusel ilmneb nende küllaldane sarnasus, võib andmeid käsitleda koos ühise väärtuse saamiseks, kui saadud erinevustasemed näivad olevat antud probleemi puhul vastuvõetavad. See sisaldab aga jällegi subjektiivse otsustuse. Teiseks võib proovivalik olla sooritatud selliselt, et saadakse informatsiooni ka uuritava ala homogeensuse kohta, ja pärast proovivaliku lõpetamist on võimalik andmete jaotamine eraldi gruppidesse vastavalt teatavatele maa-ala osadele. Neid ettevaatusabinõusid tuleb rakendada läbimõeldult. On selge, et kirjeldavatel eesmärkidel pole maa-ala kaugeleulatuv osadesse jaotamine teostatav ilma igale üksikosale vastava informatsioonikoguse vähenemiseta, nii et sellel eraldi on väike väärtus; või siis vajaduseta proovide arvu suurendamiseks, mis läbi töökulu pole saadud informatsiooniga enam tasakaalus. Proovivalik peab olema alati seotud uuritava probleemi lahendamisel taotletava informatsiooni väärtusega kui ka nõutava täpsusastmega.

Sel põhimõttel valitud ja piiritletud maa-alal on proovivalik võimalik kolmel viisil: valides paigad, mis näivad olevat tüüpilised maa-alale kui tervikule, paigutades proovid (prooviruudud) juhuslikult, või paigutades need süstemaatiliselt mõnesuguse korrapärase mustri järgi; või siis kasutades nende kolme meetodi mingisugust kombinatsiooni. Tüüpiliste proovipaikade valik on kvan-

titatiivsel lähenemisel ilmselt vastuvõetamatu, sest nende valik oleneb uurija eelnevalt kujunenud arvamustest taimkatte iseloomu kohta ja andmeid sellistelt prooviruutudelt ei saa käsitleda maa-ala taimkatte esindusliku kirjelduse-na. Rohkem tähelepanu väärib küsimus, kumb on otstarbekam, kas juhuslik või süstemaatiline proovivalik. Kui proovid on võetud juhusliku valiku teel, saab arvukuse või mõne teise kasutatud näitaja keskmise väärtuse kõrval kindlaks teha ka selle täpsust. Tavaliselt viimane väljendatakse keskmise standardveaga, tunnustades väidet, et soovitud tõenäosusel paikneb tegelik väärtus teatud kindlates piirides. Oletame näiteks, et kuuekümnes analüüsiruumus on arvukuse keskmisena leitud 11,5 isendit pinnaühikul standardveaga 1,5. Tabelitest leiame, et 59 vabadusastme puhul on 1 %-lise vea tasemel t väärtus ligikaudu 2,7; seega on tõenäone, et juhuslik kõrvalekalle tõesest väärtusest suurusena  $2,7 \times 1,5 = 4,05$  või rohkem esineb 1 %-s vaatlusseeriastest, ehk 99 %-lise tõenäosusega paikneb tõene väärtus piirides  $11,5 \pm 4,05$ . Selline aritmeetilise keskmise täpsuse hinnang on soovitatav isegi siis, kui ühe maa-ala andmeid vaadeldakse eraldi. Kui me aga soovime võrrelda liigi arvukust kahel erineval alal, on see hädavajalik. Juhul kui kahe keskmise täpsus on teada, on võimalik hinnata tõenäosust keskmiste (vaadeldud suurusena) erinevuse juhuslikuks esinemiseks sama populatsiooni erinevate prooviseeriade uurimisel. Oletame, et ühes koosluses oli arvukus 10 ja teises 19 isendit pinnaühikul. Uurija, kes proovivaliku põhimõtteid ei arvesta, võib väita, et kuna üks väärtus on teisest peaaegu 2 korda suurem, on arvukuse erinevus oluline. Selline järeldus ei õigusta ennast. Teadmata kahe arvu täpsust pole võimalik otsustada selle üle, kas on tegemist olulise arvukuse erinevusega kahes koosluses või mitte. Kui aga kahe keskmise standardvead on teada, on võimalik kindlaks teha juhuslikult esineva erinevuse tõenäosust. Kui oletada, et esimese keskmise standardviga on 3 ja

teisel 4, on nende keskmiste erinevuse standardviga

$$\sqrt{3^2 + 4^2} = 5.$$

Vaadeldud erinevus on 9 ja

$$t = \frac{9}{5} = 1,8.$$

Kuna küllaldaselt suurele vaatluste arvule tugineva 5 %-lise  $t$  väärtus on umbes 2, on sellise suure erinevuse juhusliku saamise tõenäosus kahe tegelikult identse populatsiooni vahel suurem kui 5 %, ja vaadeldud erinevust ei saa käsitleda tõese erinevuse küllaldase tõendusena. Tuleb rõhutada, et lõplik otsustus on subjektiivne. Statistiline arvutus saab antud hüpoteesi puhul näidata ainult tulemuse juhuslikest ja põhjuslikest teguritest põhjustatud osade tõenäosusi.

Süsteemaatilise proovivaliku puhul on võimalik saada keskmine, mille väärtus võib tõesest väärtusest, vähemalt mõningatel juhtudel, vähem erineda kui juhuslike proovide keskmine, kuid sellise keskmise täpsus pole teada ning puudub võimalus hinnata selle erinevuse olulisust teiste uurimisalade keskmistega võrreldes. Vaatamata viimasele puudusele on paljud uurijad eelistanud süsteemaatilist (regulaarset) proovivalikut seetõttu, et see kirjeldab paremini varieeruvust kogu alal ning näib seega andvat parema hinnangu kui juhuslikud proovid, ja on välitöödel kergemini läbiviidav. On tehtud mõningaid juhusliku ja süsteemaatilise (regulaarse) proovivaliku võrdlusi, kuid nähtavasti ainult metsades. Hasel (1938) ja Finney (1948) järeldasid tagavara ja Bourdeau (1953) puurinde tiheduse ja rinnaspinna uurimisel, et regulaarsel proovivalikul oli tühine eelis tulemuste täpsuses. Finney (1950) leidis, et kui oli tegemist tugevasti väljendatud mosaiiksusega ülepinnaalises varieeruvuses, olid



regulaarsel proovivalikul väikesed eelised, ja juhul, kui mosaiiksus oli perioodiline, näisid regulaarsel valikul saadud andmed olevat vähem täpsed kui juhusliku valiku omad. Nendes uurimustes kasutati täpsuse mõõduna regulaarsetes proovides vaadeldud varieeruvust, kuid tuleb rõhutada, et siin kasutatud varieeruvus kui ühetaolisuse mõõt sama ala järjestikuste proovide vahel pole rakendatav erinevuste olulisuse arvutamise alusena erinevatelt aladelt võetud proovide vahel. Seega, arvestamata erinevuste hindamise soovitatavust, on ilmne, et see, kas regulaarne proovivalik annab täpsemaid tulemusi kui juhuslik valik, sõltub uurimisala varieeruvuse iseloomust.

Kui mingi uurimistöö puhul on eelistatav süstemaatiline proovivalik, on oluline, et kohandatud proovivaliku muster oleks selline, mis kajastaks kogu ala ühesuguselt. Vastasel juhul läheb regulaarse valiku võimalik eelis kaduma. Seda asjaolu pole alati tähtsaks peetud. Näiteks tsiteerib Brown (1954) üht uurimust, kus arvatavasti ristkülikukujulisi proovitükke uuriti proovitüki vastaskülgede keskpunktide ühendavatel sirgetel ja kahel diagonaalil võrdsete vahemaadega paigutatud punktides. See põhjustab märksa suurema uurimise intensiivsuse proovitüki keskosas - faktiliselt pooled proovidest võetakse veerandil maa-alast.

Ülal vaatlesime kas täielikult süstemaatilist või täielikult juhuslikku proovivalikut. On selge, et neist kahest on enamikul juhtudest parem juhuslik proovivalik, s.o. kui vajatakse informatsiooni taimkatte ülepinnalise koosseisu kohta, nagu paljudel rakenduslikel töödel, samuti taimkatte klassifitseerimisel. Regulaarne proovivalik, nagu selgub kolmandas peatükis, on omakorda eelistatavam siis, kui huvi keskpunktis on prooviala-sisene varieeruvus. Siiski pole tarvidust teha valik täielikult süstemaatilise (regulaarse) ja täielikult juhusliku proovivaliku vahel. Oluline tunnus, mis võimaldab proovide juhusliku paigutuse korral kasutada andmete vaadeldud varieeruvust olulisuse arvutamise alusena, seisneb selles, et igal prooviala punk-

til on võrdne tõenäosus analüüsiruutu sattumiseks. Juhuslikustamine võib olla piiritletud sinnamaani, et ülaltoodu veel kehtiks. Kui prooviala on jaotatud hulgaks sama suurusega blokkideks (isegi kui nad pole ühesuguse kujuga) ja igas blokis võetakse ühesugune arv juhuslikke proove, on see tingimus rahuldatud. Tingimusel, et blokkide suurused pole võrreldavad prooviala varieeruvuse skaalaga, ei põhjusta see blokistamine täpsuse langust puhtjuhusliku valikuga võrreldes ka siis, kui tegemist on perioodilise varieeruvusega, ning kindlustab täpsuse tõusu tingimustes, kus täielikult süstemaatiline proovivalik on eelistatavam kui täielikult juhuslik valik. Teoreetiliselt on kõige kasulikum teha alljaotusi (blokkidena ja blokkides enestes) niikaua kui võimalik, kuni lõpuks igas blokis võetakse ainult üks juhuslik proov. Praktikas tuleb saavutada kooskõla selle efekti ja paljude piirjoonte mahanägemisega kaasneva töökulu vahel. Piiritletud (blokistatud) juhusliku proovivaliku täpsuse suurenemist, võrreldes piiritlemata juhusliku valikuga, on demonstreeerinud mitmed uurijad, nagu Pechanec ja Stewart (1940) saagikuse, Bourdeau (1953) puurinde tiheduse ja rinnaspinna ning Goodall (1952, b) katteväärtuse puhul. Blokkidesse jagamisel on veel üks eelis. Pärast proovide analüüsimist võib ilmneda, et prooviala oleks tulnud vaadelda kahe või rohkema eraldi ühikuna. Kui nii, siis on võimalik jaotada vaatlused sellesse või teistesse ühikutesse ja leida iga-le neist keskmine väärtus. Tõepoolest, eriti kui kõik blokid on ühesuguse kujuga, on võrdluse teel teistega hõlpus otsustada iga proovipinna osa kuuluvuse üle eraldi.

Ruudu või teistsuguse proovipinna juhuslik paigutamine pole nii lihtne, kui mõnikord arvatakse. Sageli usutakse olevat küllaldane, kui kõnnitakse üle proovipinna ja visatakse prooviruudu raam kas selja taha maha või suletud silmadega ette või mõnel teisel viisil, mis näib

<sup>11</sup> S.o. blokid on pindalalt suuremad kui uuritava taimkatte mosaiigielemendid (laigud, grupid jms.). - Tõlk.



kõrvaldavat igasuguse võimaluse prooviruudu asukoha läbi-  
mõeldud valikuks. On õpetlik katseks seda nii teha, visan-  
dades samal ajal iga ruudu asukoha. Kui ruutude asukohti  
hiljem hinnata juhuslikkuse seisukohalt (näiteks kolman-  
das peatükis kirjeldatud võrkanalüüsi meetodil), leitakse  
peaaegu alati, et proovide jaotumus proovialal ei ole ju-  
huslik. Tavaliselt on prooviala mõned osad vahele jäetud  
ja nendes, kus proove leidub, ilmneb proovide regulaarne  
paiknevus. Isegi kui proovipindadena kasutatakse väikesi,  
mõne jala suurusi ruute ja püütakse paisata ruute laiali  
suurel pinnal, jättes arvestusest välja need, mis satu-  
vad väljapoole piire, on raske ära hoida proovitükkide  
keskosa järjekindlat ülesindamist (vt. Greig-Smith, 1952 a).  
Seepärast on mõne objektiivsema juhuslikustamise meetodi-  
ga kaasnev lisavaev üldiselt väga tasuv. Seda on kõige  
lihtsam teha, märkides maha kaks ristsirget kui teljed  
(ristkülikukujulise proovitüki puhul on kõige sobivamad  
proovitüki kaks naaberkülge) ja kasutades iga prooviruud-  
u koordinaatidena juhuslike arvude paare. Vahekauguste  
mõõtmised teljest kuni prooviruudu asukohani ei tarvitse  
olla täpsed - suurte proovitükkide puhul piisab sammude-  
ga mõõtmisest. Juhuslikud arvud on kergesti kättesaada-  
vad (näiteks Fisher ja Yates, 1943; Snedecor, 1946<sup>12</sup>).

Prooviala detailuurimine võib olla mõeldud pigem taim-  
katte ajaliste muutuste uurimise alusena kui võrdlemiseks  
teiste alade taimkattega. Tavaliselt võetakse selleks  
sobiv proovide seeria vaatlusperioodi alguses, soovitata-  
valt mõnesuguse piiritletud juhusliku valiku alusel, ja  
teine seeria perioodi lõpul, kasutades sama valikuprotse-  
duuri. Goodall (1952 b) on tõstnud esile, et kui samad  
proovipaigad (tema vaatles punktproove) on vaatluse all  
perioodi algul ja lõpul, on suur osa üksikute punktide-  
ga seotud uurimisveast muutuste hinnangutest kõrvaldatud.

---

<sup>12</sup> Vene keeles: Снедекор Дж. У. Статистические методы  
в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и био-  
логии. Сельхозиздат, М., 1961.



Ta esitab andmed protsentuaalse katvuse muutuste kohta aasta lõikes, mis on saadud punktmeetodi abil püsiruutudelt ja punktruutudelt, mis on paigutatud teisel vaatlusel uuesti. Kaheksa liigi ja protsentuaalse katmata maa-pinna andmetes oli kõigil juhtudel, välja arvatud üks, püsiruutude erinevuse varieeruvus väiksem (enamikul juh-tudel märgatavalt); ühe liigi puhul oli see väiksem ko-guni ühest viiendikust vastavast sõltumatute (uuesti pai-gutatud) punktide näitajast. On tähtis, et punktid märgi-taks nii, et see ei rikuks taimkatet. Pole soovitatav ka-sutada üht keppi analüüsipunktis, vaid selle fikseerimi-seks on parem kasutada kaht veidi eemal paiknevat keppi. Goodall märgib raskust, mis võib ilmnedä fikseeritud proo-vipunktidega, kui tuleb hankida mõned ajaliselt järjesti-kused andmed; s.o. võimalust, et järjestikused muutused mingis punktis võiksid olla omavahel seostatud<sup>13</sup>. Pole kindel, kuivõrd sageli see nähtus loodusliku taimkatte puhul avaldub, kuid seda võimalust tuleb ilmselt arves-tada. Raskusest võib üle saada teise prooviseeria proto-kollimisega esimese perioodi lõpul, kasutades seda ka muutuste hindamiseks teisel perioodil ja nii edasi, s.o. prooviruute seeriast A kasutatakse esimesel juhul, see-riast A ja B teisel, seeriast B ja C kolmandal jne.

Enne taimkatte eri tunnuste juurde pöördumist tuleb käsitleda veel üht proovivaliku protseduuri üldküsi-must. Laiaulatuslikel töödel võib olla tegemist hulga vaatlejatega. Eri vaatlejate subjektiivsetes hinnangutes peituv erinev viga (vt. peatükk 1) on hästi tuntud. Et vaatlejad võivad eksida ka taimkatte objektiivseid näi-tajaid (näiteks arvukust) loendades, jäetakse tavaliselt arvestamata. Enamiku näitajate ja proovivaliku tüüpide puhul näib see viga olevat väike ja nähtavasti mitteolu-line, välja arvatud juhud, kui uurimistöös on olulised ka väikesed erinevused. Ellison (1942) leidis tunduvad

<sup>13</sup> Siin mõeldakse eeskätt taimkatte rikkumisest (uurimise käigus) tulenevaid järeldõjusid. - Tõlk.

erinevused (17 kuni 24 %, 2400 punkti kasutamisel) hein-  
taime Buchloë dactyloides katvuses, mis määrati erinevate  
uurijate poolt, kasutades varrastega raami samal proovi-  
paigal, kuid varraste igakordse uuestiasetamisega. Goodall  
(1952, b) järeldas samasugustest katsetest, kus vardad  
jäid samale kohale kõigi vaatlejate jaoks, et osa veast  
tuleneb varraste nihkumisest ja et selle meetodiga har-  
junud vaatlejate tulemused on tunduvalt paremini kokku-  
langevad. Siiski sai vaatleja C isegi nendes tingimustes  
kahe liigi osas oluliselt kõrgema hinnangu, ning madalama  
väärtuse kolmandale liigile kui vaatlejad A ja B, kelle hin-  
nangud olid kõigi seitsme uuritud liigi osas kooskõlas.  
Katvuse hindamisel selle meetodiga on individuaalse vea  
allikaks otsus varda ja taime kokkupuute kohta. Teiste näi-  
tajate puhul võib oodata analoogilisi lahkiminekuid, näi-  
teks otsustamisel, kas isend analüüsiruudu piiril kuulub  
sellesse või mitte. Individuaalselt otsustada jääb ka kü-  
simus, kas kasvama hakanud kaerlapung on küllalt arenenud,  
et seda käsitleda uue võrsena. Kasutades ulatuslikel uuri-  
mistöödel, eriti kui need on pikka aega nõudvad, paljusid  
vaatlejaid, on viimastel varda lasta aeg-ajalt oma hinnan-  
guid ühtlustada, võrreldes hinnanguid samade proovide kir-  
jeldamisel. Kui ilmnevad püsivad samasuunalised erinevused,  
on võimalik arvutada parandustegurid, mis teevad saadud  
hinnangud täpselt võrreldavaks. Kui mõned uurijad tööta-  
vad koos samadel aladel, on kindlasti mõistlikum jaotada  
uurimistöö nende vahel selliselt, et individuaalne viga  
lisanduks uurimisveale, mitte aga proovitükkide või proo-  
vialade vahelistele erinevustele. Kui näiteks kaks vaatle-  
jat kirjeldavad proovitükke, võib kumbki kirjeldada poo-  
led iga proovitüki prooviruutudest, mitte aga lasta kum-  
malgi kirjeldada kõiki prooviruute pooltel proovitükki-  
dest. Vaevalt on vaja rõhutada kasutatava proovivaliku  
protseduuri täpsete detailide eelneva kindlaksmääramise  
tähtsust mingil uurimistööl, kus tegemist on mitme uuri-  
jaga, kuna isegi tühised meetodilised kõrvalekalded eri  
uurijate vahel võivad muuta mõttetuks nende andmete  
võrdlemise.

Arvukus (tihedus pinnaühiku kohta) on eri taimkattetus-  
nuste iseärasuste käsitlemisele asudes esimesena huvipak-  
kuv näitaja. Prooviala uurimisele asumisel tuleb teha kolm  
otsustust. Need puudutavad ruudu suurust ning kuju ja ka-  
sutatavate proovide arvu. Need otsustused ei tarvitse ol-  
la tingimata üksteisega seostamata. Kui loendatavad isen-  
did on proovialal jaotunud juhuslikult, s.o. kui kasutatud  
ruutude suuruse ja kuju puhul langeb taimede arvukus ruu-  
tudes kokku Poisson' reaga<sup>14</sup>, on kerge näidata, et saadud  
hinnangute täpsus oleneb ainult loendatud isendite arvust.  
Oletame, et  $n$  ruudus on loendatud  $x$  indiviidi. Keskmine  
arvukus ruudu kohta on siis  $\frac{x}{n}$ , ja kuna Poisson' rea vari-  
eeruvus (dispersioon) on võrdne selle (aritmeetilise) kesk-  
misega, on üksiku ruudu dispersioon samuti  $\frac{x}{n}$ .

Seega on  $n$  ruudu keskmise varieeruvus<sup>15</sup>  $\frac{1}{n} \left( \frac{x}{n} \right)$  ja selle  
keskmise standardviga  $\sqrt{\frac{x}{n}}$ .

Keskmise standardvea suhe keskmisesse =  $\frac{\sqrt{\frac{x}{n}}}{\frac{x}{n}} \cdot \frac{n}{x} = \frac{1}{\sqrt{x}}$ .

Seega on saadud tulemuse standardviga ühesugune loendatud  
indiviidide sama arvu puhul, ükskõik kas kasutatakse pal-  
ju väikesi või vähe suuri ruute, või isegi kui loetakse  
ainult üks proov. Et see sõltuvus sobib isegi üksikule proo-  
vile, pole võib-olla kohe ilmne, kuid see tuleneb faktist,  
et  $x$  juhusliku indiviidi loendamine üksikus ruudus on vaa-  
deldav ühe prooviruuduna selliste proovide seerias. See-  
pärast on selle prooviruudu varieeruvus võrdne tema kesk-

<sup>14</sup> Et Poisson' rida pole juhuslike jaotumuste kirjeldami-  
seks eranditult alati vastuvõetav (vt. ka Frey, 1967,  
ENSV TA Toimet.,<sup>1</sup>), tuleks seoses Poisson' rea raken-  
damisega kasutada mõistet „sporaadiline jaotumus”. - Tõlk.

<sup>15</sup> Siin ja edaspidi kasutab autor meile mõnevõrra harjuma-  
tuid statistilisi näitajaid (näiteks standardhälve  $s$  ase-  
mel siinkohal väljendatud aritmeetilise keskmise vea  
ruut  $m_x^2$ ), millest ei maksa end eksitada lasta. - Tõlk.



misega ( $x$ ) ja standardviga on  $\sqrt{x}$ . Üheainsa prooviruudu puhul on täpsuse hinnang tegelikult ainult ligikaudne, kuna saadud  $x$  väärtus võib tunduvalt kõrvale kalduda selle seeria keskmisest, kuhu see ruut kuulub. Tegelikult võib suhet  $\frac{1}{\sqrt{x}}$  kasutada ainult prooviruutude küllalt suure arvu puhul. Kui uuritavate liikide isendid on jaotunud juhuslikult, tuleb kasutada mõnesuguse sobiva suurusega ruutu ja korrata loendamisi selles seni, kuni on loendatud soovitud täpsuse saavutamiseks küllaldane hulk indiviide<sup>16</sup>.

Teoreetiline seos arvukuse andmete keskmise ja selle standardvea vahel on vajaliku ruutude arvu kindlakstegemisel väikese praktilise väärtusega. Looduses on üksikisendid peaaegu alati jaotunud mitte juhuslikult, vaid mõnevõrra agregeerunud. Käesoleval juhul on agregeerumisega kaasnemaks tähtsaks tunnuseks asjaolu, et sel puhul on varieeruvus suurem kui keskmine. Väga harva võivad isendid, olla jaotunud regulaarselt, mil varieeruvus on väiksem kui keskmine. Seega on  $x$  loendatud indiviidi puhul keskmise standardvea ja keskmise suhe  $\frac{1}{\sqrt{x}}$  vajaliku proovide arvu kindlakstegemisel väga piiratud kasutatavusega. Kõige rohkem, mida võib öelda, on see, et saavutatud täpsus ei näi enamasti olevat nii suur, kui näitab teoreetiline suurus, ja võib olla sellest väga palju väiksem.

Kui indiviidid ei ole jaotunud juhuslikult, pole varieeruvus keskmisega võrdne ning selgub, et isegi mitte proportsionaalne. Sellistes tingimustes mõjutab kasutatud ruudu suurus, ja võimalik, et ka selle kuju, saadud arvukuse näitaja täpsust. Tabel 3 esitab andmed samal alal kahe eri suuruse ruuduga saadud arvukuse keskmise ja varieeruvuse kohta ning illustreerib välitingimustes eri ruudusuurusega tavaliselt leitavat erinevuse määra. Suurema ruudusuuruse puhul andis vähendatud ruutude arv keskmise osana väljendatud standardvea suurenemise. See on kõige tavalisem tulemus, vähemalt väliolukorras kasutamiskõlblike ruutude suurusjärgu puhul, kuid on võima-

<sup>16</sup> Täpsuse tõusu kindlustab asjaolu, et keskmise  $\frac{\sum x}{n}$  kasv on kiirem kui selle standardvea  $m_x = \sqrt{\frac{\sum x^2}{n}}$  kasv. -Tõlk.

lik saada ka vastupidist efekti.

Nende võimaluste täielikum käsitus tuleb edasi lükata jaotumuse aruteluni peatükis 3. Me võime seda arutlust ennetada märkusega; kui mittejuhuslikku populatsiooni uuritakse ruutudega, mille suurus on väga palju väiksem kui indiviidide keskmised laigud, on vaatluste varieeruvus keskmisest mitte väga palju (või üldse mitte) suurem. Ruudu suurenemisel kuni võrdumiseni laikude suurusega tõuseb varieeruvus keskmise suhtes järsult. Kui laigud paigutuvad regulaarselt, langeb varieeruvus ruudu edasisel suurenemisel uuesti, võrdues viimaks keskmisega, või langeb isegi allapoole seda. Kui aga laigud ise on jaotunud juhuslikult või agregeerunult, säilib kõrge varieeruvus. Paraku on aga põgusal vaatlusel vaevalt võimalik määrata, kas laigud paiknevad regulaarselt, eriti seetõttu, et regulaarne paiknevus esineb kõige tavalisemalt tiheduse poolest tühiste erinevustega pindade mosaiigina, mis, olles agregeerunud, peab olema regulaarne selle termini siinkohal kasutatud mõttes. Laikude asetus võib olla (ja sageli ongi) veelgi keerulisem, mis avaldub erinevates heterogeensuse skaalades (mosaiigielementide erinevate mõõtmete üheaegse esinemise näol).

T a b e l 3

Samal alal kahe erineva ruudusuurusega määratud  
Mercurialis perennis'e võrsete arvukuse hinnangud

	Ruudu suurus	
	625 cm <sup>2</sup>	2500 cm <sup>2</sup>
Keskmine arvukus ruudus	0.13	0.35
Varieeruvus	0.2343	1.1432
Keskmise varieeruvus sama suurel uuritud kogupinnal (200 ruutu & 625 cm <sup>2</sup> ), (50 ruutu & 2500 cm <sup>2</sup> )	0.00117	0.02286
Keskmise standardviga	0.0342	0.1512
Standardvea suhe keskmisesse	0.263	0.432
Arvukuse hinnang ruutmeetril	2.08	1.40
Arvukuse hinnangu standardviga	0.547	0.605

Igasuguse jaotumuse täpne uurimine on palju aeganõudvam kui arvukuse otsene määramine, nii et ei saa olla juttu jaotumuse uurimisest enne arvukuse määramist. Nii selgub, et kõige kindlamaks mooduseks on arvukuse määramisel kasutada vähimaid ruute, mis on otstarbekad või soovitatavad teistel põhjendustel.

Pikemat aega on olnud kombeks kasutada ruudukujulist proovipinda ja paljud ökoloogid pole võib-olla kunagi mõelnud selle eelistele teiste võimalike kujudega võrreldes. Clapham (1932) näitas, et ühel üksikjuhul oli varieeruvus ristkülikukujuliste ribade vahel märgatavalt väiksem kui ruutude vahel, ja et varieeruvus oli kõige väiksem, s.o. efektiivsus oli kõige suurem, kui ribad paiknesid risti uuritud ala eriilmeliste osade vaheliste piiridega. Seda järeldust on kinnitatud paljude koosluste uurimisel (vt. näiteks Bormann, 1953), kuid see ei ole rakendatav täiesti juhuslike<sup>17</sup> jaotumuste puhul (kus jääb kehtima standardvea olenevus ainult loetletud indiviidide arvust); nähtuse üldine esinemine on aga iseendast tõenduseks taimkatte mittejuhuslikkuse laiaast levimisest. On kerge näha, miks see kehtib mittejuhuslikes populatsioonides, sest pikendatud proovipinnad haaravad paremini osi rohkem kui ühest tiheduse faasist, millest taimkate koosneb. Clapham märkis samuti ribade hõlpsamat kasutatavust väliolukorras (võrreldes ruutudega), kui silmas pidada vajadust hoiduda proovipinna ühe osa tallamisest teise osa uurimise ajal kui ka proovipinna jagamisel isendite loetlemist kergendavateks allühikuteks. Riba liigse pikendamise kaasaegne aga puudused servaepekti suurenemise näol, sarnaselt olukorraga väga väikeste ruutude puhul. Täpne kuju peab olema määratud selle liigi kasvuvormiga, mida kavatsetakse loendada.\*

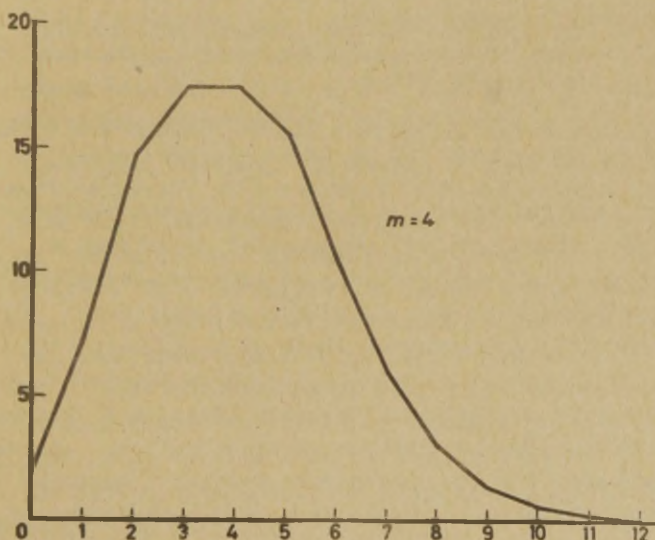
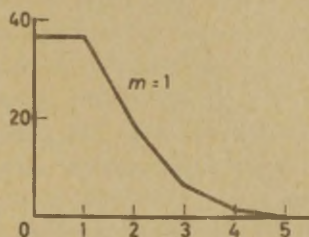
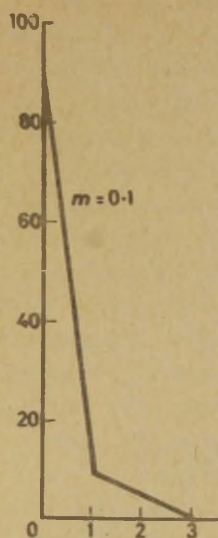
<sup>17</sup> S.o. sporaadilistele. - Tõlk.

\* Myers ja Chapman (1953) leidsid, et ristkülikutes oli suurem varieeruvus kui ruutudes samal alal Leptospermum'i võsastikes, kuid tegelikult näitab nende varieeruvuse analüüs siiski suuremat varieeruvust ruutudes.

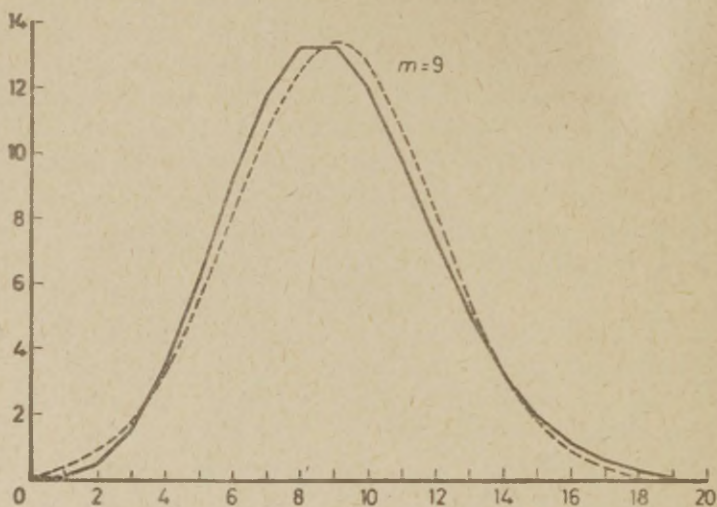


Üks kasutatavate ruutude suuruse valiku eesmärke on andmete varieeruvuse vähendamine, kuid arvestada tuleb teisiigi asjaolusid. Esimene neist on praktilise iseloomuga - mida väiksem ruut, seda suurem on selle übermõõdu suhe pindalasse, ja seda suurem on järelikult ka tõenäosus selleks, et vaatleja arvab piirjoonel paiknevad taimed järjekindlalt rundul kasvavate hulka, kuigi osa neist oleks pidanud jääma arvestamata (või siis avaldub vastupidine servaepekt). Üksnes sel põhjusel on oluline, et ruudud ei oleks liiga väikesed, eriti aga kui uuritava liigi üksikisendid on suured või raskesti määratavate piirjoontega.

Teine kaalutlus on vähem ilmne, ja lõppude lõpuks toimib see nagu eelminegi võrdsest juhuslikele ja mittejuhuslikele populatsioonidele. Vaatleme esmalt juhuslikku populatsiooni, mille puhul indiidide arv erinevates ruutudes järgib Poisson' jaotust. Joonistel 5 ... 8 on toodud jaotuskõverad, mis näitavad 0, 1, 2, jne. isendit sisaldavate ruutude sagedust erinevate keskmiste puhul. Seal selgub, et madalate keskmiste korral on jaotuskõver üsna tugevasti asümmeetriline. Tavalised keskmiste võrdlemise statistilised meetodid baseeruvad aga oletusel, et tegemist on prooviseeriatega, mis pärinevad normaaljaotuskõveraga kirjeldatavatest populatsioonidest mille varieeruvused on nende keskmistest sõltumatud. Poisson' jaotus ei rahulda kumbagi tingimust. Kui keskmine suureneb, läheneb jaotuskõvera kuju küll normaalsele (vt. joonisel 8 toodud normaaljaotuse ja Poisson' jaotuse võrdlust, kus kummagi jaotuse keskmine võrdub 9,0 ja normaaljaotuse varieeruvus on samuti 9), kuid varieeruvuse sõltumatuse tingimus pole veel rahuldatud. Neid raskusi on võimalik vältida juhul, kui keskmine on küllalt suur (märgatavalt üle 1), kasutades mingit sobivat viisi andmete teisendamiseks, mida tuleb teha alati enne juhuslike populatsioonide keskmiste võrdlemist olulisuse testiga. Poisson' jaotuse korral tähendab teisendus iga lugemi asendamist ruutjuurega sellest. Kui



Joon. 5-7. Poisson' jaotuskõver erinevate keskmiste korral. Ühes prooviruudus leitud isendite arvu võrre - dakse niisuguste ruutude protsendiga (uuritud ruutude koguarvust).



Joon. 8. Katkendjoon tähistab normaaljaotust, mille keskmine ja varieeruvus on samad kui Poisson' jaotusel (pidev joon).

keskmise väärtus on väiksem kui 10, kaldub see teisendus ülekorrigeerima, ja paremini rahuldab teisendus

(vaadeldud väärtus + 0,5), mida tuleks kasutada siis, kui mõni võrreldavatest väärtustest on väiksem kui 10.

Kui indiviidide jaotumus on agregatiivne, avaldub madalate keskmiste puhul jaotuskõvera asümmeetria veelgi rohkem, kuid varieeruvuse olenevus keskmisest võib halvemini väljenduvat eri alade indiviidide jaotumusviisi mõjustatavate mitmesuguste tegurite tõttu. Kui keskmised on sobivate ruudusuurustega muudetud küllalt suureks, on asümmeetrilisuse aste olulisuse testi mõjutamiseks tavaliselt küündimatu. Ruudu suuruse üle otsustamisel tuleb seetõttu taotleda jaotuskõvera vastuvõetavat sümmeetriat. Praktikas võib seda tõlgendada kui ruudu niisuguse suuruse valimist, mis ei anna rohkem tühje ruute,



kui ruute ühe indiviidiga. Enne võrdlemist tuleb andmed läbi uurida, et näha, kas mõned seeriad pole väga asümmeetrilised või kas erinevate seeriade varieeruvused ei kaldu olema proportsionaalsed keskmistega. Kui nii, tuleb kasutada ruutjuurteisendust.

Välitöödel määratava keskmise tiheduse täpsust mõjustavad tegurid on seega mitmesugused ja keerukad, ning teoreetiline seos juhuslikes populatsioonides loetletud indiviidide arvu ja täpsuse vahel on väikese praktilise väärtusega. Siiski jääb üldjoontes kehtima, et mida suurem arv loendatakse, seda suurem on saadava keskmise täpsus. Varieeruvust on võimalik uurimistöö vältel aeg-ajalt arvutada, kuid see võte vaevalt õigustab ennast ja ei näi olevat vastuvõetav, välja arvatud juhud, kui uurimistöös on oluline teatud minimaalne täpsusaste. Umbkaudseid viiteid võib saada uurimistöö jätkudes, arvutades järjestikku keskmisi ja hinnates, kas järgmised proovid mõjutavad tunduvalt keskmise täpsust. Arvutatakse näiteks esimese viie, kümne, viieteistkümne, kahekümne jne. vaatluse keskmine ja võrreldakse vaatluste arvuga. Esialgu kõigub keskmine tugevasti, kuid kõikumised vähenevad järk-järgult vastavalt uurimispinna suurenemisele. Graafiku üle saab otsustada ainult subjektiivsel teel, kuid see annab viited uurimistööd jätkata seni, kuni esinevad veel suured kõikumised. Joonisel 9 on toodud näide ühest sellisest graafikust koos keskmise protsentuaalse standardveaga. Standardvea teoreetiline väärtus, mis vastab indiviidide juhusliku jaotumuse oletusele, on samuti näidatud ja see toonitab tavaliselt väliandmeid iseloomustavat madalamat täpsusastet. Leitud standardvea madal väärtus esimese 10 vaatluse osas tuleneb tõenäosusest, et väikese arvu vaatluste puhul võib esineda juhuslikku üheaolisust. Kogu 100-vaatluselise seeria keskmise standardvea on 8,14 %, võrreldes juhuslikkuse alusel arvutatud väärtusega 5,31 %.

Teine väliolukorras kasutatav ligikaudne hindamine tuleb sõltuvusest standardvea ja andmete ulatuse vahel. Kui

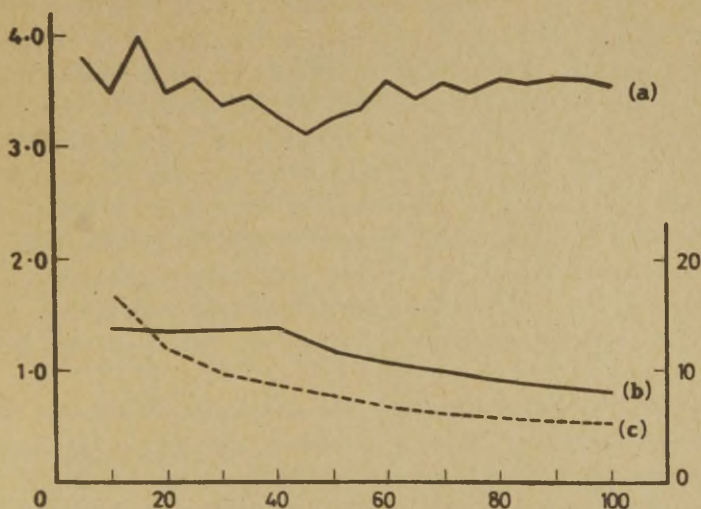
juhusliku jaotumusega populatsioonist võetakse järjestikuste proovide seeriad, on seeriade miinimum- ja maksimumvaatluste keskmine ulatuvus võrdne teatud arv kordi suurendatud standardveaga. Näiteks on viie vaatlusega proovideseeria keskmine ulatuvus 2,326 korda standardviga. Seega on võimalik ulatuvuse alusel arvutada mingite proovide koguarvule vastav (aritmeetilise) keskmise protsentuaalne standardviga, või vastupidi, leida ulatuvuse alusel soovitud täpsusastme saamiseks vajalik proovide arv. Lisas B tabel 2 on toodud erinevatele prooviruutude arvule vastavad ulatuvuse kordaja väärtused. Joonisel 9 esitatud andmete puhul olid viie vaatlusega järjestikuste prooviseeriade ulatuvused 5, 6, 2,5, 11, 5, 13, 4, 4, 5, 7, 12, 8, 6, 6, 3, 7, 11, 6, 5. Aritmeetiline keskmine väärtus on 6,55 ja arvutatud standardviga

$$\frac{6,55}{2,326} = 2,82.$$

Viimase alusel arvutatud 100 vaatluse keskmine standardviga on 0,282 ehk 7,93 %, võrreldes vaadeldud väärtusega 8,14 %.

Kui soovitakse määrata üheaegselt rohkem kui ühe liigi arvukust, on ruudu optimaalne suurus ja vajalike ruutude arv eri liikide puhul sageli erinevad. Sellisel juhul tuleb valida vahepealne võimalus ruudu suuruse ja võimalikult isegi kasutatava ruudu kuju üle otsustamisel. Siiski pole põhjust taotleda, et eri liikide puhul kasutatud ruutude arv oleks niisama suur. Kui suurema ohtrusega liikide loendamine lõpetatakse pärast nõutud ruutude arvu, ja hilisemates proovides loendatakse ainult harva esinevaid liike, on töökuulu kokkuvõid ilmne.

S a a g i k u s e uurimine oma mitmesugustes vormides on meetoodiliselt lihtsamini teostatav kui arvukuse määramine, kuna saadud andmed ilmutavad tavaliselt ligikaudu normaaljaotust keskmisest sõltumatu varieeruvusega, ja muutuvad pidevalt (matemaatilises mõttes, nii et lugem võib olla ükskõik milline suurest võimalike väärtuste arvust; siiski tuleb hoiduda väga väikestest suurusjärgudest, mille kaalu-



Joon. 9. *Endymion nonscriptus*'e isendite arv 100 juhuslikult valitud ruudus  $\Delta 10 \text{ cm}^2$ . Abtsissteljel ruutude arv, ordinaatteljel isendite arvu keskmine ruudu kohta ja paremal keskmise standardviga, mis on väljendatud protsentides keskmisest. (a) Esimese 5, 10, 15, ... 100 ruudu keskmine. (b) Vaadeldud keskmise standardiga esimeses 10, 20, 30, ... 100 prooviruudus. (c) Sama, arvatuna teoreetilisele juhuslikule jaotusele.

mise või mõõtmise täpsusaste on väga madal; näiteks kui saagikuse ulatuvus on 0 kuni 3 grammi ja on võimalik kaaluda ainult 0,5 g täpsusega, s.o. võimalikud on ainult 7 väärtust). Kuna andmete jaotus on normaalne, pole võimalik teha ennustusi vajaliku proovide arvu kohta, välja arvatud juhul, kui on olemas informatsioon sama liigi varieeruvuse kohta teises lähedaselt sarnases koosluses. Vastasel juhul tuleb kasutatavate ruutude arvu üle otsustada uurimise jätkamisel saadavate andmete põhjal. Võib ette arvestada, et mida väiksem on kasutatud prooviühik, seda väiksem on võrreldavate uurimisalade keskmiste varieeruvus. See viitab



eelistele väikeste ruutude kasutamisel, kuid nagu arvukuse puhulgi muutub servaefekt seda märgatavamaks, mida väiksem on ruudu suurus. Seega tuleb tabada soodsaim kesktee suuremate ruutude väiksema servaefekti (ja proovivaliku sobivuse) ja väiksemate ruutude suurema efektiivsuse (proovipinna ühiku kohta) vahel. Pole muid juhiseid kui üksnes kogemused ja erinevate pinnasuuruste katsetamine, mida selle kompromissi teostamiseks saab pakkuda. Väike prooviruudu suurus võib mõnede saagikuse andmete puhul anda märgatavalt vildakaid jaotuskõveraids, kuid seda võib sageli logaritmt teisendusega korrigeerida (asendades lugemi  $x$  log  $x$ -ga), nagu soovitas Blackman (1935).

Kahe ala keskmise arvukuse või saagikuse võrdlemist võib teha t-testi abil. Mitme ala üheaegne võrdlemine sooritatakse tavalise dispersioonanalüüsi teel, vajaduse korral andmeid eelnevalt teisendades. Nende menetluste kasutamisel on tähtis mõista vastavate nullhüpoteeside täpset iseloomu. Need menetlused on mõeldud selleks, et kindlaks teha, kas kaht või enamat proovi võib käsitleda kuuluvatena samasse normaalspopulatsiooni. See tähendab, et proovid on lähedased mitte ainult keskmise, vaid ka varieeruvuse poolest. Eksperimentaalsete tööde puhul botaanikas on eksperimendi tingimused enamasti sellised, kus varieeruvus jääb erinevates katsevariantides samaks, mistõttu esineb tendents vaadelda t-testi ainult keskmiste erinevuse hinnanguna. Taimkatte uurimisel pole põhjust oletada, et varieeruvus oleks erinevatel aladel sama, ja see teeb t-testi tõlgendamise keerukamaks kui tavaliselt, kuna suure t väärtuse võib põhjustada kas erinevus keskmistes või erinevus varieeruvustes (dispersioonides), või mõlemad.

Keskmete erinevuse hindamise (mis on üldiselt peaesmärk) täielik käsitus heterogeense varieeruvuse puhul on väljaspool selle raamatu eesmärki, kuid allpool esitatakse põgus ülevaade enamiku ökoloogiliste tööde jaoks piisavalt ligilähedastest kasutusviisidest<sup>18</sup>. Küsimust on

<sup>18</sup>Vt. ka Vöhandu, 1962. Arvutusmeetodid I. Tartu, (Pidada seejuures silmas terminoloogilisi erinevusi. - Tõlk.)

üksikasjalisemalt tutvustanud ja viidanud detailsematele allikatele Snedecor (1946, § 4. 6). Kui tõendid heterogeense varieeruvuse kohta puuduvad, arvutatakse t-testi rakendamisel vaatluste varieeruvuse ühine hinnang kahe andmeteseeria alusel. Sellest saadakse (aritm.) keskmise varieeruvuse hinnang (jagades ühise varieeruvuse proovide arvuga, millest keskmine koosneb). Kahe keskmise erinevuse varieeruvus on kahe keskmise varieeruvuste summa. Näiteks kahe andmete seeria

$$x_1', x_2', x_3', x_4', \dots x_n' \quad \text{ja}$$

$$x_1'', x_2'', x_3'', x_4'', \dots x_{n'}''$$

ühine varieeruvus on

$$V = \frac{S(x' - \bar{x}')^2 + S(x'' - \bar{x}'')^2}{n' + n'' - 2}.$$

Keskmete erinevuse varieeruvus võrdub

$$\frac{V}{n'} + \frac{V}{n''} = V\left(\frac{1}{n'} + \frac{1}{n''}\right).$$

Keskmete erinevuse standardviga avaldub

$$\sqrt{V\left(\frac{1}{n'} + \frac{1}{n''}\right)},$$

või juhul, kui  $n' = n''$ , võrdub erinevuse standardviga

$$\begin{aligned} & \sqrt{\frac{2}{n} \cdot \left[ \frac{S(x' - \bar{x}')^2 + S(x'' - \bar{x}'')^2}{2n - 2} \right]} = \\ & = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \frac{S(x' - \bar{x}')^2 + S(x'' - \bar{x}'')^2}{n - 1}}. \end{aligned}$$

Märkame, et kui proovide arv seeriates on ühesugune, saadakse sama väärtus, arvutades varieeruvuse kahes seerias eraldi ja liites kahe keskmise varieeruvused: esimese keskmise varieeruvus

$$\frac{1}{n} \cdot \frac{S (x' - \bar{x}')^2}{n - 1},$$

teise keskmise varieeruvus

$$\frac{1}{n} \cdot \frac{S (x'' - \bar{x}'')^2}{n - 1}$$

ja keskmiste erinevuse varieeruvus

$$\frac{1}{n} \cdot \frac{S (x' - \bar{x}')^2}{n - 1} + \frac{S (x'' - \bar{x}'')^2}{n - 1}.$$

Vaadeldud keskmiste erinevuse suhet selle erinevuse standardveasse võrreldakse t-tabeliga ( $n' + n'' - 2$ ) vabadusastme järgi.

Kui aga varieeruvused (dispersioonid) prooviseeriates on märgatavalt erinevad, tuleb, soovides hinnata keskmiste erinevuse olulisust, kasutada erinevat menetlust (Snedecor, loc. cit.).<sup>19</sup>

Kui proovide arv kahes seerias on sama, sisenetakse t-tabelisse  $n - 1$  vabadusastme järgi  $2n - 2$  asemel. Saadava tõenäosustaseme täpsuseks on kaks kohta pärast koma.

Kui proovide arv kahes seerias on erinev, võib kasutada ligilähedast menetlust vastavalt Cochran'i ja Cox'i (1944) tööle. Kahe keskmise varieeruvused arvutatakse eraldi ja nende erinevuse varieeruvus saadakse liitmisel. Mõnesugusele tõenäosustasemele vastava t väärtuse saamiseks kombineeritakse kahe seeria vabadusastmete arvule ja soovitud tõenäosusele vastavad t väärtused kaalutud keskmise-na, kusjuures sobivateks t kaaludeks on vastavate keskmis-

<sup>19</sup>

Vt. Vöhandu, 1962. Arvutusmeetodid I. - Tõlk.



te varieeruvused. Oletame näiteks, et ühe keskmise varieeruvus on 0,14 ja see on saadud 10 proovi alusel ning teise varieeruvus on 0,35, mis tuleneb 25 proovist. Vastav 5 %-lise t väärtus 9 vabadusastme puhul on 0,262 ja 24 vabadusastme puhul 2,064. Kahe keskmise võrdlemiseks on 5 %-lise t kaalutud väärtus seega

$$\frac{0,14 \times 2,262 + 0,35 \times 2,064}{0,14 + 0,35} = 2,121.$$

Kui mõlemad keskmised baseeruvad suurel vabadusastmete arvul, nagu see on sageli vähemalt arvukuse ja saagikuse andmete puhul, on praktikas harva tarvis arvutada t kaalutud keskmist, kuna kaks tabeli t väärtust on nii lähedased, et ilmselt on vaadeldud empiiriline t kas suurem või väiksem mõlemast väärtusest.

Võimalus, kuidas erinevus varieeruvuses võib keskmiste võrdlemisel olla eksiteele viiv (kui kasutatakse tavalist t-testi varieeruvuse ühise hinde baasil), on illustreeritav järgmise näitega.

Koosluses A näitasid 100 prooviruutu järgmisi arvukuse andmeid:

$$Sx = 960, n = 100, \bar{x} = 9,6,$$

$$Sx^2 = 9\,711, S(x - \bar{x})^2 = 9\,711 - \frac{960^2}{100} = 495,$$

$$v_x = \frac{495}{99} = 5, v_{\bar{x}} = \frac{5}{100} = 0,05.$$

Koosluses B olid 50 proovirundu andmed järgmised:

$$Sx = 570, n = 50, \bar{x} = 11,4,$$

$$Sx^2 = 8\,948, S(x - \bar{x})^2 = 8\,948 - \frac{570^2}{50} = 2\,450,$$

$$v_x = \frac{2\,450}{49} = 50, v_{\bar{x}} = \frac{50}{50} = 1,00.$$

Kahe seeria varieeruvuse ühine hinnang on

$$\frac{495 + 2 \cdot 450}{148} = 19,899.$$

Keskliste erinevuse varieeruvus  $19,899 \left( \frac{1}{100} + \frac{1}{50} \right) = 0,5970$ .

Keskliste erinevuse standardviga  $\sqrt{0,5970} = 0,773$  ja

$$t = \frac{11,4 - 9,6}{0,773} = 2,33$$

vabadusastme arvuga 148 ja nullhüpoteesi tõenäosusega vähem kui 5 %.

Selle testi alusel võib väita reaalse erinevuse olemasolu kahe keskmise vahel. Kahe keskmise ja nende standardvigade järeleuurimine näitab siiski, et mõlemad võivad olla sama tõese väärtuse, näiteks 9,7, hinnanguteks, ja reaalse erinevuse puudumine saab kinnituse muudetud testis.

Keskmise A varieeruvus on 0,05

Keskmise B varieeruvus on 1,00

Keskliste erinevuse varieeruvus  $0,05 + 1,00 = 1,05$

Keskliste erinevuse standardviga on  $\sqrt{1,05} = 1,025$

$$t = \frac{1,8}{1,025} = 1,76$$

Et 5 %-lisele tõenäosustasemele vastavad  $t$  väärtused on 49 vabadusastme puhul umbes 2,01 ja 99 vabadusastme puhul 1,99, pole tarvidust kaalutud väärtuse arvutamiseks, sest vaadeldud  $t$  on mõlemast väärtusest väiksem ja viited keskmiste reaalsele erinevusele puuduvad. Tavalise, s.o. eelmise testiga saadud  $t$  oluline väärtus tuleneb seega erinevustest varieeruvustes, mitte aga keskmistes.

Erinevus arvukuse varieeruvuses erinevatel aladel ei näi omavat otsest tähtsust, välja arvatud tema mõju keskmiste

erinevuse hindamisele, kuid mõnikord, näiteks kui isendite mõõtmeid kasutatakse lopsakuse (performance) näitajana, võib sellel erinevusel olla bioloogiline tähendus. Seetõttu on tarvis tunda vähemalt varieeruvuste erinevuse olulisuse hindamise üldisi põhimõtteid. Kui tegemist on ainult kahe varieeruvuse hinnanguga, võib suurema suhet väiksemasse võrrelda dispersioonide suhte (F) tabelitega, kus tabeli peast ( $n_1$ ) valitakse suurem vabadusastmete arv. Kuna suurem varieeruvus (dispersioon) on alati murru lugejaks, tuleb tabeli tõenäosusi kahekordistada. Kui võrreldakse mitmeid varieeruvusi (dispersioone), on kasutatav Bartlett'i test (Bartlett, 1937). Selle testi ühe allikana võib viidata Snedecorile (1946, § 10. 13).

Frekventsuse uurimisel on probleemid üsna erinevad nendest, millega puututakse kokku arvukuse ja saagikuse hindamisel. Frekventsuse arvuline väärtus väljendab osa prooviruutude koguarvust, milles liik esineb. Sellest tulenevalt jaotuvad sama populatsiooni järjestikused seeriad binomiaalselt. See jaotus kehtib, olenemata uuritava liigi isendite jaotumusviisist uuritavas koosluses, tingimusel, et proovid on täiesti juhuslikud. Juhuslike proovide seeria puhul on isendeid sisaldavate ruutude vaadeldud arvu varieeruvus määratav otseselt vastava binoomrea alusel, ja võrdub  $npq$ -ga binoomrea  $(p+q)^n$  puhul, kus  $n$  on ruutude arv vaatlusseerias,  $p$  on tõenäosus vaatlusaluse liigi esinemiseks mingis ruudus ja  $q = 1 - p$ . Näiteks kui 200 prooviruudus on frekventsus 25 %, s.o. ruutude arv, kus antud liik esines, on 50, on selle ruutude arvu varieeruvus  $200 \times \frac{1}{4} \times \frac{3}{4} = 37,5$  ja standardviga on  $\sqrt{37,5} = \pm 6,12$ . Vastavalt sellele on standardviga 25 %-lise protsentuaalse frekventsuse jaoks  $\pm 3,06$ . Binoomjaotus on väga asümmeetriline, välja arvatud kui  $n$  on suur või kui  $p$  on lähedane 0,5-le. Seepärast ei saa väikeste  $n$  väärtuste puhul määrata usalduspiire  $t$ -tabeli abil. Mainland jt. (1956) andsid täpsed usalduspiiride tabelid erinevate  $n$  väärtuste jaoks



töenäosusastmetel 95 % ja 99 %. Vähema ulatusega tabelid pärinevad Snedecor'ilt (1946, § 1.3). Väike valik neist tabelleist on esitatud tabelis 4, võrrelduna  $t$  ja standardvea kasutamisel arvutatud väärtustega.

Selles tabelis ilmnevad kaks iseloomulikku joont - standardvea kasutamise ebasoovitavus frekventsuse andmete täpsuse (usalduspiiride kahe äärmuse) hindamiseks, välja arvatud juhul, kui nad baseeruvad väga suurel vaatluste arvul, ja suhteliselt väikesest proovide arvust tulenev frekventsuse väärtuste madal täpsusaste. Viimane asjaolu jäetakse sageli silmapaari vahele. Pole haruldane leida kirjanduses koosluste kirjeldusi eri liikide frekventsuse andmetega, mis on saadud kahekümnest või isegi vähemast proovist.

Tabelist 4 nähtub näiteks, et isegi kui võtta mitte eriti äärmuslik 95 %-line töenäosusaste, võib 20 prooviruumus vaadeldud 50 %-lise frekventsuse tõene väärtus olla kusagil 27 ja 73 protsendi vahel. On selge, et tuleb kasutada proovipindade arvu vähemalt 100 või soovitatavalt veelgi rohkem. Kui asjaolud seda takistavad, tuleb tunnistada, et on võimalik kindlaks teha ainult kooslustevahelisi suuri erinevusi.

Pidades silmas binoomjaotuse üldiselt asümmeetrilist kuju ning korrelatsiooni selle keskmise ja varieeruvuse vahel, pole soovitatav kahe frekventsuse võrdlemiseks kasutada  $t$ -testi. Selle asemel võib neid võrrelda võimalustabelis. Oletame, et kumbagi ala 200 prooviruumus olid vaadeldava liigi frekventsused vastavalt 51 ja 62 protsenti. Võimalustabel on järgmine:

	Liik esineb	Liik puudub	$\Sigma$
Ala A	a 102	b 98	(a+b) 200
Ala B	c	d 76	(c+d) 200
$\Sigma$	(a+c) 226	(b+d) 174	(a+b+c+d=n) 400

T a b e l 4

Binoomjaotuse usalduspiirid tõenäosusega 95 %  
(Snedecor, 1946) ja t-tabeli kasutamisel saadud piirid  
(sulgudes)

Vaadeldud frekvent- sus %-des	Vaatluste arv									
	10		20		50		100		1000	
0	0	31	0	17	0	7	0	4	0	0
10	0	45	1	31	3	22	5	18	8	12
	(0	31)	(0	24)	(0	19)	(4	16)	(8	12)
20	3	56	6	44	10	34	13	29	18	23
	(0	49)	(1	39)	(6	31)	(12	28)	(18	22)
30	7	65	12	54	18	44	21	40	27	33
	(0	63)	(8	51)	(17	43)	(21	39)	(27	33)
40	12	74	19	64	27	55	30	50	37	43
	(5	75)	(17	63)	(20	54)	(30	50)	(37	43)
50	19	81	27	73	36	64	40	60	47	53
	(14	86)	(27	73)	(36	64)	(40	60)	(47	53)
60	26	88	36	81	45	73	50	70	57	63
	(25	95)	(37	83)	(46	74)	(50	70)	(57	63)
70	35	93	46	88	56	82	60	79	67	73
	(37	100)	(49	92)	(57	83)	(61	79)	(67	73)
80	44	97	56	94	66	90	71	87	77	82
	(51	100)	(61	99)	(69	84)	(72	88)	(78	82)
90	55	100	69	99	78	97	82	95	88	92
	(69	100)	(76	100)	(81	100)	(84	96)	(88	92)
100	69	100	83	100	93	100	96	100	100	100

Oletusel, et vaadeldud frekventsused on tegelikult sarnased, oleksid teoreetilised frekventsused 113 lahtrites a ja c ning 87 lahtrites b ja d. Kõrvalekalde hinnang nendest teoreetilistel alustel oodatud väärtusest  $\chi^2$ -testil arvutatakse tavaliselt iga nelja lahtri

kõrvalekalde ruut      summana. Sellise,  $2 \times 2$  võimalus-  
oodatud väärtus

tabeli puhul on siiski lihtsam kasutada otsest valemit:

$$\chi^2 = \frac{(ad - bc)^2 n}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} .$$

Saadud tulemust võrreldakse  $\chi^2$ -tabelis ühe vabadusastmega. Kui n on väike, on samade servasummadega tabelite arv suhteliselt väike, mis läbi jaotus on katkendlik;  $\chi^2$  on aga pidev jaotus. Sellega kaasneb ebatäpsus on kõrvaldatav, kasutades Yatesi pidevuskorrektsiooni.  $2 \times 2$  tabeli puhul võtab see oodatud väärtusest suurematest kahest 0.5 lahutamise ja väiksematele kahele 0.5 liitmise kuju. Seda korrektsiooni tuleks kasutada, kui mõni oodatud väärtus on vähem kui 500 (Fisher ja Yates, 1943). Seega esitatud näite puhul

$$\chi^2 = \frac{(76,5 \times 102,5 - 123,5 \times 97,5)^2}{226 \times 174 \times 200 \times 200} = 4,486,$$

mis vastab tõenäosusele 0,05 ja 0,02 vahel, viidates olulisele erinevusele kokkuleppelisel 5 %-lisel tõenäosustasemel.

On veel üks võimalik ebatäpsuse allikas. Kui mõni serva-summa on väike (ütleme, vähem kui 100), on kahes suunas võetud kõrvalekalletes märgatav vahe. Seda asümmeetriat on arvestatud Fisher'i ja Yates'i (1943) tabelis VIII, kus on arvatud 2,5- ja 5-protsendiline  $\chi_c$  (ruutjuur pidevuskorrektsiooniga  $\chi^2$ -st) eraldi jaotuse kahele äärealale. Tõenäosus 2,5 % ühe ääreala jaoks (s.o. kõrvalekalle ühes



suunas) võrdub 5 %-lise tõenäosusega  $\chi^2$ -tabelis, kus tõenäosus on antud mingile kõrvalekaldele ühes või teises suunas. Teatud tabeli piirkondadele ei saa anda väärtusi suhteliselt suurte erinevuste tõttu servasummade tõenäosustes, vaid tuleb kasutada täpset lahendust (Fisher, 1941, § 21.02). Kasutades ülalesitatud näite tähistusi on mingi teatud servasummadega tabeli saamise tõenäosus

$$\frac{(a+b)! (c+d)! (a+c)! (b+d)!}{n!} \cdot \frac{1}{a! b! c! d!}.$$

Seega on võimalik täpselt arvutada niisama suure või suurema erinevus (kui vaadeldud erinevus) saamise tõenäosust juhul, kui kahel alal on faktiliselt ühesuurune vaadeldud frekventsus. Vaatleme kaht frekventsuse väärtust 92 ja 99 %, mis mõlemad pärinevad 100-lt ruudult. On võimalik ainult üks veel äärmuslikum tabel, mis vastab frekventsustele 91 ja 100 protsenti ja vastavalt on tõenäosus väike

$$\frac{100! 100! 191! 9!}{200!} \left( \frac{1}{99! 8! 92! 1!} + \frac{1}{100! 9! 91!} \right) =$$

= 0,036 ehk 3,6 protsenti, mis võrdub 7,2 protsendiga  $\chi^2$ -tabelis. Pole tõestatav, et need kaks keskmist esindaksid erinevaid frekventsusi ( $99 - 92 < 7,2$ ).

Ülal on visandatud vaadeldud erinevuste tõenäosuse arvutamise meetodid, kuid praktikas võib tõenäosuste saamiseks peaaegu kõigil juhtudel kasutada Mainlandi jt. (1956) ning Pearsoni ja Hartley (1954) poolt koostatud tabeleid.

Kui on tarvilik võrrelda mitme ala frekventsusi eesmärgiga kindlaks teha, kas neid saab vaadelda põhjendatult kui ühe ja sama suuruse erinevaid hinnanguid, võib kasutada samasugust lähenemist.  $\chi^2$  arvutatakse võimalustabelist, mille vabadusastmete arv on ühe võrra väiksem kui võrreldavate alade arv. Kui on tarvis võrrelda vaatlusseeriade keskmisi omavahel, võib andmed teisendada ja kasutada tavalist dis-

persioonanalüüsi protseduuri. Sobivaks teisenduseks on  $\theta$ , kus  $\sin \theta = \sqrt{p}$ , (kus  $p$  on osana väljendatud frekventsus). Selle nurgateisenduse lühike tabel 1 % astmete kaupa esitati Fisher'i ja Yates'i (1943) poolt ning täielikuma Bliss'i tabeli on reprodutseerinud Snedecor (1946, § 16.7).  $\theta$  varieeruvus on suures osas  $p$ -st sõltumatu, olenedes peamiselt proovide arvust. Ligikaudne väärtus on  $\frac{820,7}{n}$ , mida võib kasutada, kui  $n$  on küllalt suur (50 või rohkem). Kui  $n$  on väike, erineb selle valemiga saadud tulemus tõesest väärtusest oluliselt, eriti kui  $p$  on väga suur või väga väike. Lisas B (tabel 1) on toodud madalatele  $n$  väärtustele vastav varieeruvuse tabel. Freeman ja Tukey (1950) on soovitanud arcus-sinus teisendust, mis on varieeruvuse stabiliseerimisel mõnevõrra efektiivsem ja on suhteliselt väikeste  $n$  väärtuste puhul hea eduga kasutatav. See teisendus võtab järgneva kuju:

$$\theta = \frac{1}{2} \left[ \arcsin \sqrt{\frac{x}{n+1}} + \arcsin \sqrt{\frac{x+1}{n+1}} \right]$$

varieeruvusega ligikaudu  $\frac{820,7}{n+1/2}$  ( $x$  = kordaminekute arv  $n$

katsest). Teisendus on tabuleeritud Mosteller'i ja Youtz'i (1961) poolt  $n$  väärtusele kuni 50.

Nagu arvukuse määrangute nii ka frekventsuse hinnete täpsust saab tõsta sobiva juhuslikkuse piiritlemisega. Seda on kerge näha hüpoteetilise prooviala vaatlemisel, mille üks pool on täielikult taimedeta ja teisel poolel on individid asetunud nii tihedalt, et teatud suurusega ruudu mahaasetamisel jääb sellesse alati vähemalt üks individ. Frekventsuse tõene väärtus niisuguse suurusega ruudus on 50 protsenti. Proovialalt võetud  $n$  juhusliku prooviga prooviseerias vastab frekventsuse ulatuvus 50 %-lise aritmeetilise keskmise juhusliku varieeruvuse piiridele ja langeb kokku binoomreaga  $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^n$ . Kui juhuslikustamine on piirit-

letud selliselt, et pooled juhuslikest proovidest võetakse taimedega pinnapoolelt ja pooled taimedeta poolelt (mis ikkagi jätab igale proovipinna osale võrdse tõenäosuse olla proovis esindatud), on saadav arv alati täpselt 50 protsenti.

Kui ebaühtlase frekventsusega ala on jaotatud reaks sama suurusega blokkideks ja kui igas blokkis uuritakse võrdne arv juhuslikke ruute, peaks saadud kogu prooviala keskmise frekventsuse hinnang olema täpsem kui proovialal täiesti juhuslikult paigutatud sama arvu ruutude puhul. See protseduur, mis on veidi töömahukam kui täielik juhuslikustamire, on iga-ahti kohane frekventsuse määramiseks puhtkirjeldaval eesmärgil. Meetodi tõsiseks puuduseks on see, et kui jaotumus ei ole enam täpselt binomiaalne, pole võimalik hinnata saadud frekventsusväärtuse varieeruvust. See varieeruvus ei saa küll olla suurem kui varieeruvus täiesti juhuslikes proovides. Kui soovitakse teha täpseid võrdlusi teiste aladega, tuleb protseduuri muuta. Kui samal viisil on võetud mitte üks, vaid mõned seeriad väikese proovide arvuga, saab andmetest arvutada nende näitajate keskmise varieeruvuse. Kuna andmed on samatüübilised binomiaalse jaotusega, on siiski soovitatav kasutada nurgateisendust, välja arvatud, kui igas seerias vaadeldud vaatlusalust taime sisaldavate ruutude arv on suur (näiteks 100 või rohkem). Andmete käsitlemist võib illustreerida näitega. Oletame, et võeti viis 100 prooviga seeriat, mis kirjeldasid võrdse seeriaosaga kõiki blokke, ja mis sisaldasid vastavalt 18, 18, 20, 21, 23 täidetud ruutu. Keskmise frekventsus on 20 protsenti. Teisendatud väärtused viiele seeriale on vastavalt 25,1; 25,1; 26,6; 27,3 ja 28,7. Nendest arvudest tuleneb:

$$Sx = 132,8,$$

$$\bar{x} = 26,56,$$

$$Sx^2 = 3536,56,$$

$$S(x_1 - \bar{x})^2 = 3536,56 - \frac{(132,8)^2}{5} = 9,392,$$



ühe seeria varieeruvus (dispersioon) on  $\frac{9,392}{4}$  ;

viie seeria keskmise varieeruvus (keskmise dispersioon)

$$\frac{9,392}{4 \times 5} = 0,4696,$$

ning keskmise standardviga

$$\sqrt{0,4696} = 0,685.$$

(Võrdluseks: frekventsuse varieeruvus 500 juhuslikus vaatluses on teisendatud skaalas  $\frac{820,7}{500} = 1,64$  ja standardviga 1,28) Seejuures märgitagu, et arvutatud standardviga käib ainult teisendatud skaalas väljendatud keskmise kohta, teisendamata keskmise standardviga pole väljendatav. Mõnesuguseid soovitud usalduspiire võib siiski leida, arvutades need teisendatud skaalas ja võttes neile vastavad frekventsused nurgateisenduse tabelist. Nii on käsitletud näite puhul 5 % tõenäosusega ja 4 vabadusastmega  $t = 2,78$ , mis annab teisendatud keskmisele (26,56) 95 % usalduspiiridena  $\pm (0,685 \cdot 2,78)$  või 24,66 ja 28,46, mis võrduvad protsentuaalse frekventsusega 17,4 ja 22,7 protsenti. Vastavad piirväärtused 500 juhuslikule proovile (tabelist) on 16,6 ja 23,8 protsenti.

Täiesti regulaarset proovivalikut on frekventsuse määramisel laialdaselt kasutanud grupp Hollandi uurijaid kultuurniitude puhul (vt. De Vries ja De Boer, 1959). Eriti huvitav on Nielsen ja Dirven (1950) tõestus, et selliste proovide täpsus on nendel kultuurniitudele võrdne sama arvu juhuslike proovide täpsusega.

K a t v u s e uurimise printsiibid on põhiliselt samad mis frekventsuse puhul. Tõepoolest, määrates katvust, loetleme punktmeetodi puhul puudete arvu, protokollides sisuliselt frekventsust teoreetiliselt lõpmatult väikese suurusega ruutudes. Nii on kaalutlused proovi suuruse, andmete analüüsieelse teisenduse ja proovipaikade juhuslikustatuse pii-  
Meetodi printsiipe on põhjalikult ja kriitiliselt arutlenud Goodall (1952 b).

ritlemise osas täpselt samad kui frekventsuse puhul, senikaua kui punktid on paigutatud üksteisest olenematult.

Ainult kolm asjaolu vajavad selgitust:

- a) varda diameetri mõju,
- b) tavaliste vardaraamide (enamasti 10 varrast reas) kasutamine üksikute varraste asemel,
- c) vertikaalseisuga nurga all olevate varraste mõju.

Varda diameetri mõju on käsitletud peatükis 1. Varda kasutamisel saadud proov ei ole punkt, vaid varda raadiusega ringikujuline pind. Selle tõttu hinnatakse katvuse protsenti üle, mõnikord väga tunduval määral (Goodall, 1952 b - vt. joon. 1 ja tab. 1). Tulenev viga pole eri liikide puhul ühesugune, sest protsentuaalne ülehindamine on suurem väikes- te, piklike või lõhestunud lehtedega ja vähem oluline suur- te, enam-vähem ümmarguste (ühesuguse läbimõõduga) lehtede- ga liikide puhul. Avade esinemine või puudumine indiviidi lehemosaigis mõjutab samuti ülehindamise määra, sest vä- heste lehtedevaheliste avadega taimeisend kaldub esindama üksikut suurt lehte. On vähe lootust mingisuguse meetodi leiutamiseks, mis kirjeldaks täpselt seda katvuse erinevat ülehindamist eri liikide puhul. Õnneks jääb see mingi ühe liigi puhul enamikul juhtudest üldjoontes konstantseks ja ei mõjuta seega sama liigi katvuse võrdlemist erinevates kooslustes. Samad asjaolud toimivad palju tugevamalt Par- keri (1950, 1951) "sõõrifrekventsuse" meetodi puhul, kus katvuse või basaalpinna mõõduna kasutatakse liigi alatisus- määra sõõris diameetriga  $3/4$  tolli.<sup>20</sup> Hutchings ja Holm- gren (1959) said põõsa Eurotia lanata domineerimisega alal üksikisendite mõõtmise tulemustega võrreldes kuni 99%-lise ülehindamise. Johnston (1957) järeldas, et kuigi sõõrfrek- ventsuse meetod on kiirem, annab see uurimistöö võrreldava intensiivsuse puhul vähem täpsed andmed kui punkt- või joonlõikmeetod.

Matkides Levy't (Levy, 1933; Levy ja Madden, 1933), on enamik uurijaid, rakendades punktproovi meetodit, kasu-  
<sup>20</sup> Võrdub 19.05 mm. - Tõlk.



tanud raame kümne vardaga. Kui katvus paigutub juhuslikult või agregeerub üksnes sellistes väikestes ühikutes, et üksiku varda lugem on külgnevate varraste lugemitest sõltumatu, ei mõjuta see menetlus (vardaraamide kasutamine üksikute varraste asemel) saadud andmete täpsust eriti tõsiselt, ometigi on isegi siis teoreetiliseks vastuväiteks vaatluste statistilise sõltumatuse puudumine. Tegelikult on taimed paigutunud tavaliselt nii, et sama raami varrastevaheline sõltuvus avaldub selgesti. Nii esineb, kui puudete arvu raami kohta raamiseeriates võrrelda binoomjaotusega, kalduvus ekstsessiks kõrgete ja madalate väärtuste ning puudujäägiks keskmiselähedaste väärtuste osas. Seda võibki oodata enamiku taimkattetüüpide laigulise iseloomu alusel, ja efekti on demonstreeritud näiteks Goodall'i (1952 b) poolt. Järelikult on varieeruvus suurem kui samas arvus juhuslikes proovides, ja määratud katvuse hinde täpsus on väiksem. Goodall (loc. cit.) näitas ühe enam-vähem tavalise jaotumusviisiga koosluse puhul, et võrreldes juhuslike, 10-vardaliste raamide 2000 punktiga annavad sama täpsusastme, olenevalt uuritavast liigist, veerand kuni pool sellest punktide arvust (üksikpunktidenä). Seda asjaolu tuleb arvestada, kui on otsustamisel, kas kasutada raame või üksikuid punkte. Teatud juhul võib suure arvu punktide kasutamine raamides olla aega säästvam kui vähema arvu eraldi asuvate punktide uurimine, kuid silmas pidades ebaselgust raamidesse koondatud varrastest põhjustatud täpsuskao suuruses, on üldiselt eelistatavamad üksikud punktid, kui mitte nende kasutamisele pole riistvastuväidet (näiteks eelnenud kogemused samasuguses taimkattetüübis). Kui kasutatakse raame, tuleb varieeruvus arvutada vaatlusandmetest, see ei ole ennustatav binoomjaotuse põhjal. Punktide täiesti regulaarse paigutuse kasutamist on kaalutlenud Tidmarsh ja Havanga (1955) seoses "rattapunktide" aparaadiga, mille puhul üht rehvitat ratta kodaraist kasutati basaalpinna proovipunktina. Nad näitasid, et nii kaartide mudelpopulatsioonides kui ka väliolukorras kaldub regu-



laarsete punktidega saadud keskmise varieeruvus läheneb juhuslike punktide omale tingimusele, et punktide vahemaa ületab indiviidide või nende laikude suuruse. (Vrd. Nielsen ja Dirven (1950) samasugust järeldust regulaarsete proovide frekventsuse osas.) Seepärast järeldasid nad, et sel teel kogutud andmeid võib, eeldusel, et paigutus ei vasta taimkatte mosaiigielementide kordumistele, vaadelda saaduna samalt arvult juhuslikelt punktidelt. See on endastmõistetavalt voolus, arvestades regulaarse proovi-liku valiku üldiselt suuremat kiirust. Edasi näitasid nad, et juhul kui punktidevaheline kaugus on väiksem kui indiviidide või laikude suurus, on varieeruvus sõltumatute regulaarse valiku kordusproovide vahel väiksem kui juhuslike proovipunktide puhul. Selline suurem täpsus pole näilik, nagu seda tõlgendasid need autorid, vaid tuleneb efektist, mis on võrreldav lk. 60 käsitletud juhuslikustamise piiritlemisega. Siiski puuduvad vahendid regulaarse valiku üksiku prooviseeria (sisese) varieeruvuse hindamiseks. Vastandamiseks märgitagu juhuslikult paigutatud vardaraamide kasutamist, kus varieeruvus on suurem selle arvel, et raam on uuritavate taimede või nende laikude suurusega võrreldes tavaliselt väike.

Kaldvarraste kasutamist vertikaalsete asemel soovitasid Tinney jt. (1937) arvestusel, et lehepuudete suurem proovipind <sup>21</sup> annab suurema täpsuse, ja seda soovitus on kaunis laialdaselt järgitud. On tõsi, et usalduspiiride ulatus on antud tõenäosusel, väljendatuna katvuse osana, väheneb katvuse suurenemisel (vt. tabel 4), ja seega saadakse katvuse kõrgemate väärtuste puhul hinnangute suurem täpsus. Samal ajal tuleb aga meele pida, et varraste kaldseisu arvel saadud katvuse väärtuste proportsionaalse suurenemise aste on erinev eri liikide võsude morfoloogiast, nagu demonstreeris oma välilandmetega Winkworth (1955). Veelgi enam, kui võsud kalduvad olema orien-

<sup>21</sup> Lehepuudete proovipind suureneb selle arvel, et enamiku taimede puhul ei asetse üksiklehed horisontaalselt, s.o. teatav kaldprojektsioon annab parema lähendi katvusele kui vertikaalprojektsioon. - Tõlk.

teeritud ühesuunaliselt, võivad saadud kätteväärtused ole-  
neda kaldvarraste orientatsioonist. Seega tuleb selgema  
mõistmise huvides mõningase omavoliga tõlgendada, et  
maapealsete osade vertikaalprojektsioonid on asendatud  
palju ebamäärasema mõistega. Vastukaaluks võiks eelistada  
kaldvardaid, kui huvi koondub väga madala katvuse liikidele.

Kui punktproove kasutatakse eri liikide osatähtsuse  
määramisel taimkattes (osana puudete koguarvust) saagiku-  
se mõõduna või katvuse korduvuse kindlakstegemisel lopsa-  
kuse hindamiseks, kaasnevad enamasti samad kaalutlused  
kui lihtsalt katvuse määramisel. Üksikud punktid annavad  
täpsemad hinnangud kui sama punktide arv gruppides (varda-  
raamides). Varda diameetri suurenemine suurendab katvuse  
korduvuse näitajaid ja võib muuta nende kui eri liikide  
suhtelise osatähtsuse näitajate vahet kordi varda diameet-  
ri erineva mõju tõttu erineva morfoloogiaga liikide puhul.  
Katvuse korduvus näib enamiku liikide puhul suurenevat  
kaldvarraste puhul, ehkki alati ei tarvitse see tingimata  
nii olla, ja tegelikult võib korduvus ka väheneda (Wink-  
worth, 1955). Winkworth näitas, et kuigi tema poolt uuri-  
tud nõmmetaimkattes ei erine liikide protsentuaalse osa-  
tähtsuse keskmised väärtused vertikaalsete ja kaldvarras-  
te andmete vahel oluliselt, kaldub kaldvarraste varieeru-  
vus suurem olema. See on vastuolus Tinney jt. (1937) ole-  
tustega, et suurem puudete arv annab tingimata ka suure-  
ma täpsuse. Warren Wilson (1959 a, b, 1960) on sooritanud  
kõige viimasema kaldpunktide mõju kriitilise analüüsi. Ta  
oletab, et puutepunktide meetodi eesmärgiks on alati mää-  
rata antud liigi lehepind maapinna ühiku kohta, ja on see-  
ga seotud eeskätt katvuse korduvusega. Ta rõhutab, et ver-  
tikaalsed proovivardad võivad teoreetiliselt anda igasugu-  
se tegeliku lehepinna hinnangu vahemikus 100 % (horisontaal-  
sete lehtede) ja 0 % (vertikaalsete lehtede puhul), kuid  
kaldvarrastel ei ole kunagi sellist laia diapasooni. Ta  
esitab valemi, mis kirjeldab suhet näiva ja tõese lehepin-  
na vahel olenevalt erinevatest leheseisunurkadest ja eri-



nevatest varraste kaldenurkadest. Varraste kaldenurk, mis annab lehe kaldenurgast kõige vähem mõjustatud lehepinna hinnangu, on 21,5 kraadi horisontaalsuuna suhtes, mille puhul lehepinna hinnang maapinnaühiku kohta saadakse keskmise puudete sageduse (varda kohta) korrutamisel teguriga 1.1. Edasi soovitab ta analüüsida lehepindu järjestikustel kõrgustasemeil, et välja tuua eri kõrgusel paiknevate lehtede suhtelist hulka. Selleks on varraste vabastamisel tarvilik märkida puutepunktide kõrgused. Mingile antud rindele vastava keskmise lehenurga ( $\alpha$ ) võib saada vertikaalsete varraste ruutude andmetest koos horisontaalsete vardaruutude andmetega samas rindes, väljendades

$$\tan \alpha = \frac{\sqrt{x}}{2} \left( \frac{C_h}{C_v} \right), \text{ kus}$$

$C_h$  = horisontaalsete ja

$C_v$  = vertikaalsete vardaruutude puutefrekventsus  
varda liikumise 1 cm kohta.

Mõnikord tekib raskusi puutepunktide arvu kindlakstegemisel (varda kohta) mättaid moodustavate liikide puhul. Mätta keskosas võib puudete arv olla loendamiseks liiga suur. Kui on võimalik loendada varda kõik puuted, võib andmeid ühe, kahe, kolme jne. puute sageduse kohta võrrelda negatiivse binoomreaga. Sellele tuginedes soovitab Goodall (1953 a) kasutada loendatud punktide alusel arvutatud negatiivset binoomjaotust keskmise puudete arvu hindamiseks tiheda mätta kohal. Nagu ta lisab, on selliste andmete võrdlemine negatiivse binoomreaga töömahukas ja sablooniliseks tööks vaevalt praktilise väärtusega. Igatahes ei tarvitse oletus, et mättana kasvavate liikide jaotumustüüp on sama kui hajusalt kasvavatel liikidel, tõele vastata.



Katvuse või võrastiku liituvase mõõtmise joontransekti lõikude abil vajab mõningat seletust. Juhuslikkuse kindlustab näiteks suvalise baasiliini (või -liinide) juhuslikest punktidest lähtuvate paralleelsete transektide mahamärkimine. Standardvea hinnangut on võimalik saada arvestuslõikude kogupikkuse varieeruvusest eri transektidel. Suurem täpsus saadakse seega pigem paljude lühikeste kui väheste pikkade transektide abil. Iga transekt peab olema siiski küllalt pikk selleks, et haarata kõiki võimalikke mosaiiksuse faase. McIntyre (1953) kaalutles võimalust samaaegseks tiheduse määramiseks (eriti mätaste või samauguse kasvuvormi lõikes) transektide üksikute arvestuslõikude arvu alusel. Ta järeldas, et enamikul juhtudest, võrreldes eraldi loendamise, ei kergenda see tiheduse määramist.

Katvuse hinnangute võrdlust, kui nad on saadud juhuslike proovipunktide alusel, võib teostada 2 x 2 võimalustabelis samal viisil kui frekventsuse andmete võrdlustki. Kui kasutati varraste raame, pole oletus binoomjaotusest enam kehtiv, kuna see protseduur kipub erinevuste olulisust üle hindama. Selle asemel tuleb üksikute raamide väärtustele rakendada nurgateisendust ja arvutada (t-tes-ti alusena) eri proovipindade keskmiste varieeruvused. Andmeid protsentuaalse osatähtsuse kohta taimkattes võib käsitada samal teel. Andmed katvuse korduvuse kohta sisaldavad eriprobleemi, sest siin on jaotus väga asümmeetriline. Goodall (1952 b) leidis empiirilisel, et ruutjuurteisendus asetab sellised andmed standardse olulisuse testi jaoks sobivasse vormi.

L o p s a k u s e (vitaalsuse, performantsuse) uurimisel selliste näitajate abil nagu kõrgus, katvuse korduvus jt., mis iseloomustavad üksikut taime, tuleks proovid optimaalsel juhul valida selliselt, et kõigil taimedel oleks võrdne võimalus neisse sattuda. Välja arvatud juhud, kui tihedus on kogu alal ühtlane, võib seda saa-

vtutada üksnes taimeisendite nummerdamise teel, valides  
 uuritavad isendid juhuslikke arve kasutades. Kõhnikul jüh-  
 tudel pole see ilmselt praktiline. Kui tihedus kogu alal  
 on vähegi ühtlane, on parimaks lahenduseks valida taimed,  
 mis on kõige lähemad juhuslikele proovipunktidete. Kui  
 ülepinnaeline tihedus on ilmselt muutlik, on soovitatav  
 jagada ala laias laastus konstantse tihedusega osadeks,  
 määrata igale osale eraldi keskmine ja ühendada viimased  
 kaalutud keskmisse, kus iga osa keskmine on kaalustatud  
 alljaotuses esinenud indiviidide hulgaga, s.o. tiheduse  
 ja pinna kombinatsioon. Selle toimingu mõtet võib selgi-  
 tada näitega. Oletame, et on loendatud õisikute arv in-  
 diviidi kohta, ja see arv, nagu võiks arvata, muutub  
 pöördvõrdeliselt indiviidide arvukusega. Siis võib saa-  
 da erinevate prooviaala osade kohta umbes alljärgnevaid  
 tulemusi.

	A	B	C	D
Suhteline pinnasuurus	1	2	1	4
Arvukus	5	12	18	25
Õisikute arv indi- viidi kohta	3,4,2,2, 5,1,4,3, 2,4	5,3,1,3, 4,4,3,2, 2,1	2,4,3,2, 3,1,3,3, 1,2	1,3,2,1, 1,2,4,2, 1,3
Keskmine õisikute arv indiviidi kohta	3.0	2.8	2.4	2.0
Kaalustamine (suhte- line pinnasuurus x tihedus)	5	24	18	100

Kaalutud keskmine on seega

$$\frac{3.0 \times 5 + 2.8 \times 24 + 2.4 \times 18 + 2.0 \times 100}{5 + 24 + 18 + 100} = \frac{325.4}{147} = 2,21$$

ja 40 vaatluse aritmeetiline keskmine

$\frac{30 + 28 + 24 + 20}{40} = 2,55$ . Seega saame täiesti desorienteeriva õisikute arvu keskmise väärtuse, mis on liigselt mõjustatud rohkeõisikuliste taimede tegelikult üsna väikesest arvust.

Keskmistevaheliste erinevuste olulisuse hindamiseks on olemas kasulik ligikaudne arvutus, mis tuleneb eri vaatluste ulatuvusest. Seda võib selgitada näitega. Kümme raami 10 vardaga andsid kahel erineval proovialal liigi katvuse järgmised lugemid.

A. 10, 9, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 4, 2.

B. 7, 6, 5, 4, 4, 3, 3, 2, 1, 1.

Kas võib siin väita, et katvus neil aladel on erinev? Vaatlusandmed korrastatakse alanevasse järjekorda:

Järjekorra number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Vaadeldud suurus	10	9	9	8	7	7	6	6	5	5	4	4	4	4	3	3	2	2	1	1

ja leitakse kummagi ala järjekorranumbrite (astmestuste) summa; kasutades keskmiisi väärtusi, kui kaks või mitu vaatlust on võrdsed:

A.  $1 + 2(2,5) + 4 + 5,5 + 7,5 + 9,5 + 2(12,5) + 17,5 = 75$ ,

B.  $5,5 + 7,5 + 9,5 + 2(12,5) + 2(15,5) + 17,5 + 2(19,5) = 135$ .

Kui keskmises katvuses erinevusi ei ole, võrduvad mõlema ala summaarsed astmestused 105-ga<sup>22</sup>, kusjuures sellest madalama summa saamise 5% ja 1% kriteeriumid on umbkaudu:

$$\frac{9N^2}{10} - \frac{3N}{2} + 3 \quad \text{ja} \quad \frac{4N^2}{5} - 9.$$

<sup>22</sup> S.o. vaatluste arv ühel alal (10) korda keskmine astmestus (10,5). - Tõlk.



kus N on prooviseeria vaatluste arv\*. Antud juhul on 5 % kriteerium 78 ja 1 % kriteerium 71. Seega on erinevus oluline 5 %-lisel, kuid mitte 1 %-lisel (eksliku otsustuse) tõenäosustasemel. Pärast nurgateisendust sooritatud t-test 9 vabadusastmega viitab umbes 2-protsendilisele tõenäosusele.

Astmestustest on kiiresti teostatav ja võimaldab mitte ainult ligikaudset hindamist juba välitöödel ning vastuse leidmist küsimusele, kas töömahukamaid teste on mõtet kasutada, vaid ta lisavoorus seisneb selles, et ta on sõltumatu võrreldavate muutujate jaotusest. Niisiis on see test kasutatav isegi siis, kui on võimatu teisendada andmeid ligikaudu normaalkujusse, mistõttu tarvitatavamad testid pole kasutatavad.

Proovipinnatu analüüs leiab viimasel ajal suurt tähelepanu (Cottam, 1947; Cottam ja Curtis, 1949; 1955, 1956; Cottam jt., 1953), kuna on eriti kohane metsataimkatte puhul, kus on tegemist raskustega puude uurimiseks tarvilike suhteliselt suurte proovipindade piiritlemisel. Mingist arvust juhuslikult valitud punktidest lähtudes sooritatakse teatud mõõtmised. On kasutatud nelja erinevat viisi (joon. 10).

#### 1. Lähima puu meetod.

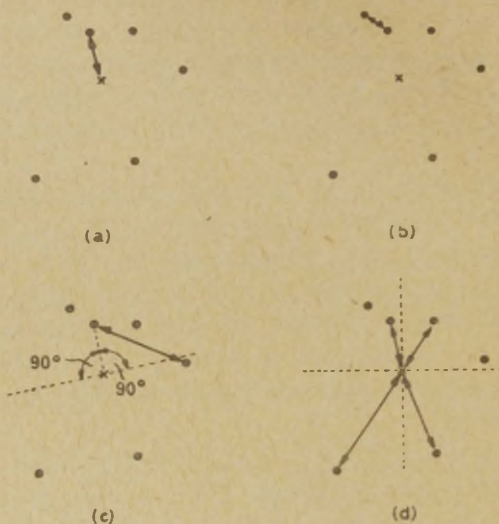
Mõõdetakse kaugus juhuslikust punktist lähima puuni (joon. 10, a).

#### 2. Lähima naabri meetod.

Mõõdetakse kaugus sellest puust tema lähima naabrini (joon. 10, b).

Teoreetiliselt (Morista, 1954; Clark ja Evans, 1954 a) on saadud keskmine distants mõlema meetodi puhul võrdne poolega keskmise pinna ruutjuurest. Cottam jt. (1953) kinnitasid seda seost katseliselt esimese meetodi osas, kuid Cottam ja Curtis (1956) leidsid, et teise meetodi puhul on

\* Dixon ja Massey (1957) esitavad selle ja teiste astmestustestide hea arutelu ja annavad erinevate oodatud summaarsetest astmetest kõrvalekallete tõenäosustabeli. Ligikauds 5 % ja 1 % kriteeriumid on antud Moroney (1951) järgi.



Joon. 10. Proovipinnatu analüüsi nelja meetodi puhul mõõdetavad vahekaugused: a) lähima puu, b) lähima naabri, c) juhusliku paari ja d) veerandite meetod. Juhuslikult valitud proovipunkt on tähistatud ristikesega.

parandustegur 1,67 teoreetilise 2 asemel. Lahkumine tuleneb sellest, et meetod ei anna lähima naabri kaugust juhuslikuna. Parandustegur on määratud katseliselt juhusliku populatsiooni mudeli uurimisel ja seda ei tohiks kasutada ettevaatuseta. Nagu märkis Pielou (1951), on ebatõenäoline, et võib leida üksikut parandustegurit, mis alati järgib vahekauguste mõõtmise ebakorrektsust.

### 3. Juhuslike puude paari meetod.

Juhuslikust punktist tõmmatakse sirge lähima puuni ja ehitatakse 90°-ne piirdenurk mõlemale poole juhuslikku punkti. Mõõdetakse kaugus selle puu ja teisel pool piirde-sirget paikneva, eelmisele kõige lähema puu vahel (joon. 10, c). Parandustegur keskmise kasvuruumi (pinna) ruutu-juure saamiseks on 0.8 (Cottam ja Curtis, 1955).

#### 4. Veerandite meetod.

Igas neljandikus mõõdetakse kaugus juhuslikust punktist lähima puuni. Veerandite orientatsioon on eelnevalt fikseeritud. Kasutades juhuslikke distantse piki transektjoont, orienteerisid Cottam ja Curtis (1956) kummalegi poole transekti 2 veerandit (joon. 10, d).<sup>23</sup> Teoreetiliselt (Morista, 1954) ja katseliselt (Cottam jt., 1953) on näidatud, et kõigi mõõtmiste keskmine võrdub ruutjuurega keskmisest pinnast (kasvuruumist).

Kõigi nende meetodite puhul saab sooritatud mõõtmiste keskmise väärtuse alusel arvutada keskmise pinna isendi kohta (kasvuruumi) ja seega ka arvukuse. Siiski on üks eritingimus ja nimelt see, et kõik meetodid eeldavad isendite (puude) juhuslikku jaotumust. Cottami ja Curtise (1956) võrdlus täispinnaliselt klupitud puistutes näitab, et see oletus vastab tegelikkusele, vähemalt nende poolt uuritud aladel. See ei tarvitse aga kõigil juhtudel nii olla, ja pole seda peaaegu kindlasti mitte juhul, kui meetodeid rakendatakse üksikule liigile segametsas. Dix (1961) on kasutanud veerandite meetodit rohumaadel, vaadeldes tiheduse (arvukuse) ühikuna üksikuid võsusid. Mõnedel rohumaadel võib selline rakendus olla asjakohane, kuid arvestades paljude rohumaadel leiduvate liikide mittejuhuslikku jaotumust tõestavaid andmeid, tuleb meetodit võrrelda iga rohumaade tüübi puhul, kus seda hakatakse rakendada, otsuste loendusandmetega.

Morisita (1957) on soovitanud teatud tüüpi mittejuhuslike jaotumuste puhul vastuvõetavat arvukuse määramise meetodit. N punktis mõõdetakse igas (k) sektoris kaugus (r) n-inda lähima indiviidini ( $n \geq 3$ ). Ta tuletab kaks tiheduse hinnangut.

$$d_1 = \frac{1}{\pi} \cdot \frac{n-1}{N} \sum \left( \frac{1}{r^2} \right),$$

<sup>23</sup> Juhuslike koordinaatidega punktide puhul võib veerandid paigutada näiteks ilmakaarte järgi (vt. Frey, 1965, ENSV TA Toim., 2). - Tõlk.



$$d_2 = \frac{1}{N} \cdot \frac{nk - 1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{k}{\sum_{j=1}^k k_{ij}^2}$$

Kui  $d_1 < d_2$ , on parimaks tiheduse hinnanguks  $\frac{d_1 + d_2}{2}$ .

Kui aga  $d_1 > d_2$ , on parimaks hinnanguks  $d_1$ .

See lähenemine tugineb oletusele, et kogu uuritavat ala võib vaadelda koosnevana alljaotustest, milles indiviidid on jaotunud kas juhuslikult või regulaarselt. See näib see meetod olevat vastuvõetav erineva tihedusega laikude mosaiigi puhul, kuid mitte suhteliselt vähe indiviide sisaldavate laikude jaotumuse korral. Morisita hindas meetodit ( $n = 3$  ja  $k = 4$  puhul) kunstlikes populatsioonides ja sai rahuldavad tiheduse hinnangud. Välitingimustes pole meetodit nähtavasti veel katsetatud.

Lisaks kauguste mõõtmisele protokollitakse iga esineva isendi liik ja basaalpind (puude puhul rinnaspind). Nende andmete põhjal on iga liigi suhtelist tihedust (arvukust) ja suhtelist basaalpinda lihtne arvutada. Tuleb rõhutada, et viimaste väärtus ei olene sellest, kas jaotumus on juhuslik või mitte (kuigi nende määramise täpsust võib mõjustada, välja arvatud esimese meetodi puhul, kõrvalekalle jaotumuse juhuslikkusest). Ainult sel juhul, kui neid absoluutväärtuste saamiseks korrutatakse summaarse tihedusega, võivad mittejuhusliku jaotumuse tõttu tekkida vead. Kuna paljudel juhtudel on huvipakkuvam suhteline kui absoluutne võrdlus, on meetod ilmselt kasulik isegi siis, kui igas juhuslikus punktis märgitakse ainult esinev liik ja basaalpind ega sooritata vahekauguste mõõtmisi.

Cottam ja Curtis tuletasid oma viimasest kolmest meetodist suhtelise sageduse mõõtmisviisi (proovipunktides märgitud liigi sagedus kui osa kõigi liikide kogusagedu-

sest). Nagu ruutudes määratud sageduski, oleneb see osaliselt tihedusest ja osaliselt vaadeldava liigi jaotumustüübist. Siiski on see frekventsus mõjustatud ka teiste esinevate liikide arvukusest ja jaotumusviisist ning osutub seega veelgi keerukamaks ja vastavalt raskesti tõlgendatavaks taimkattetunnuseks. On tõsi, et suhteline tihedus oleneb samuti teistest liikidest, kuid oluline erinevus on selles, et erinevalt frekventsusest on arvukus absoluutne ja vastavat absoluutväärtust saab arvutada, korrutades suhtelist tihedust hinnatud kogutihedusega.

Cottam ja Curtis (1956) näitasid, et kasutatud punkti- de sama arvu puhul suureneb arvukuse väärtuste täpsus järjekorras: lähima puu, lähima naabri, juhusliku paari ja veerandite meetod. Veerandite meetod nõuab suurema arvu mõõtmiste sooritamist kui juhusliku paari meetod, ent tunduvalt vähemates punktides. Nad soovivad kasutada seda meetodit eelistatuna juhusliku paari meetodi ees, kuna see kulutab väliolukorras vähem aega ja annab rohkem informatsiooni suhtelise arvukuse ja rinnaspinna kohta.

Neid meetodeid pole täpsetes võrdlustes senini nähtavasti veel kasutatud. Kogutiheduse määrangud pole lihtsal viisil võrreldavad, kuid selle asemel võib kasutada tegelikke mõõtmiskeskmi kui kasvuruumi näitajaid, võrreldes nende keskmisi t-testil või dispersioonianalüüsil. Cottam jt. (1953) näitasid, et veerandite meetodi puhul on nelja mõõtmise keskmine väärtus normaalselt jaotunud, ja seega võib seda näitajat analüüsida otseselt. Kui kasutatakse juhuslikke paare, on soovitatav asümmeetriivsuse vähendamiseks rakendada ruutjuurteisendust. Erinevate alade suhtelist arvukust saab hinnata võimalustabelis (vrd. liigi protsentuaalse osatähtsuse hindamisega uuritavas taimkattes punktmeetodi puhul). Suhtelist frekventsust võib, kui seda peetakse kasulikuks, käsitada samal viisil. Rinnaspinna andmed on raskemini käsitletavad. Puu

keskmise rinnaspinna võrdlemine kas kõigi puude või ühe liigi osas on lihtsasti teostatav t-testiga, kuid käepärased vahendid pinnaühiku kohta tuleva rinnaspinna võrdluseks puuduvad, kuna see sisaldab kahe väärtuse korruptist ja hinnata saab ainult neid eraldi. Shanks'i (1954) poolt tehtud arvutused tiheduse ja puu keskmise rinnaspinna hindamiseks igas punktis vaevalt et õigustavad end, kuna mõlemad väärtused tuginevad täiesti ebavõrdsetele proovidele ning saadav suur standardviga on vähendatav üksnes nii suurte proovide kasutamisega, et välitööde kiiruse eelis läheb kaduma.

"Muutuvapinnaline" analüüs, mis esitati Bitterlichi poolt (Bitterlich, 1948; vt. Grosenbaugh, 1952 a, b; Shanks, 1954; Palley ja Horwitz, 1961), on eriti tulusaks meetodiks juhul, kui kõige huvipakkumaks tunnuseks on rinnaspind. Selle meetodi puhul kasutatakse vaatlusinstrumenti nende puude loendamiseks, mis on proovipunktist mitte kaugemal kui 33-kordne selle puu diameeter, s.o. mis täidavad vaatluspunktist viseerituna vähemalt 1° 44' nurga. Suhe on valitud selliselt, et punktis loendatud puude arv, korrutatuna kümnega, vastab täpselt rinnaspinnaale aakri kohta ruutjalgades.<sup>24</sup> Saadud väärtused on ligikaudu normaalselt jaotunud ja järelikult otseselt analüüsitavad. Tuleb rõhutada, et muutuvapinnalise analüüsi puhul pole võimalik saada teisi kasutuskõlblikke näitajaid. Rice ja Penfound'i (1955) poolt arvutatud suhteline sagedus (frekventsus) osutub sedavõrd keerukaks karakteristikuks, et on sama hästi kui tähtsusetu, olenedes mitte ainult vaadeldud liigi arvukusest ning indiviidide jaotumusviisist ja teiste esinevate liikide samadest näitajatest, vaid ka eri liikide jämedusklasside jaotussagedusest.

Lindsey jt. (1958) sooritasid metsades mitmesuguste pinnaliste ja pinnatute analüüsimeetodite efektiivsu-

<sup>24</sup> Meetermõõdustiku puhul tuleb loendada puid kuni nende 50-kordse rinnasdiameetrini, ehk jämedamaid kui nurk 1°08', mis annab rinnaspinna ruutmeetrites hektari kohta. - Tõlk.



se hoolika hindamise nii tiheduse kui rinnaspinna osas. Nende võrdlus baseerub tööaja mõõtmisel, mis kulub selleks, et vähendada registreeritud näitaja standardviga suvalise 15 % täpsusastmeni (s.o. selleks küllaldase prooviühikute arvu uurimiseks vajaliku aja määramisel). Nad võtsid arvesse mitte ainult ajakulu proovipunktides, vaid ka nende vahel liikumiseks kulutatud aja. Viimane on ilmselt oluline arvestus, kuid jääb erinevate meetodite efektiivsuse arutlustes sageli silmapaari vahele. Nad järeldavad ka, et Bit-terlichi muutuvapinnaline analüüs on eelistatavam rinnaspinna määramisel ja et 0,1-aakrised<sup>25</sup> kaugusmõõtjaga eraldatud ringpinnad on eelistatavamad tiheduse hindamisel.

---

<sup>25</sup> Briti aaker võrdub 0,405 ha, s.o. pinnad suurusega 475 m<sup>2</sup> ja raadiusega R 11,4 m. - Tõlk.

### III peatükk

#### JAOTUMUS

Ökoloogia<sup>26</sup> ja taimegeograafia on suurel määral seotud taimede jaotumuse uurimisega selle kõigis väljendus-tes, alates individidega väiksel maa-alal kuni sellisteni, nagu taimkattetüübid ja taksonid kogu maakera ulatuses. Üks põhilistest tulemustest, mida võib loota kvantitatiivsete meetodite kasutamisest ökoloogias, on jaotumuse (levikupildi) mustri täpsem määramine ja kirjeldamine. Muutused laias skaalas, mis huvitavad taimegeograafi, on kergesti kirjeldatavad ka kvalitatiivselt. Seetõttu pole vajadust kvantitatiivsete meetodite järele, kui-igi need võivad teatud juhtudel osutada kasulikuks vahendiks erinevate levikumustrite võrdlemisel. Need probleemid huvitavad igal juhul pigem taimegeograafi kui ökoloogi ja on väljaspool selle raamatu ainevalda.

Esimesed tööd mittejuhuslikkuse kohta olid loomulikult eeluurimuslikud ja andsid ökoloogilisele uurimistööle suhteliselt vähe. Praegu olemasolevad mittejuhuslikkuse analüüsi meetodid pakuvad juba enam. Enne kui käsitleda meetodeid, tuleb selgitada mittejuhuslikkuse bioloogilist tähtsust.

Elav taim ja selle mitmesugused osad olenevad suurest arvust muutuvatest teguritest, mis kõik mõjustavad vähemal või rohkemal määral taime kasvu ja vitaalsust ning isegi tema edasist olemasolu. Need tegurid haara ad kasvukohatingimusi ja taimele omaseid seesmisi faktoreid. Välised faktorid ulatuvad sellistest ilmsetest ja mõõdetavatest mõjustustest nagu temperatuur, niiskus ja toiteelementide sisaldus üle ilmsete, ent raskemini mõisteta-vate tunnuste, nagu mulla lõimise, kuni selliste keerukate mõjustusteni, nagu teiste taimede eritised. Taimedele omased seesmisel tegurid on taime vanus ja taime teatud

<sup>26</sup>Siinkohal tuleks ökoloogia all mõista eeskätt rütotsö-noloogiat. - Tõlk. (Vt. ka märkus 1.)

osade asetus kogu taime suhtes. Efektiivset seemnete levimise kaugust on samuti õigem vaadelda taimedele omase (seemise) tegurina. Paljude toimivate tegurite mõjutused pole sõltumatud, vaid esindavad keerukaid ja mitmesi koosmõjusid, millest me seni teame võrdlemisi vähe. Mõned neist on hästi tuntud kui nähtused, kuid neid nähtusi põhjustavate mehhanismide põhjalik mõistmine on aga alles algamas (näiteks ühe toiteelemendi kontsentratsiooni mõju teise omastatavusele). Mõningaid on taimefüsioloogid spetsiaaluurimustel ka lähemalt uurinud, näiteks valguse, temperatuuri ja süsihappegaasi hulga koosmõju fotosünteesil. Siiski vajame taime elutegevust mõjustavate paljude faktorite kohta rohkem kui kõige pealiskaudsemaid teadmisi.

Mingi suurusega antud alal võivad mõned tegurid teatud ajal olla konstantsed, sellal kui teised muutuvad maa-ala eri osade (punktide) vahel. Mida väiksem ala, seda suurem on üldiselt selle piires konstantsete tegurite arv. Muutuvate tegurite erinevuste ulatuse suurusjärke võib vaadelda nende mõjuna taimedele. Kui tegurite mõju kõigile esinevatele liikidele on suhteliselt väike, võimaldab see liigi esinemist mistahes punktis, ja selle tulemusena on indiviidide (või indiviidide osade, kui sellised osad on läbistikku sõltumatud) jaotumus juhuslik. Niisugused eri tegurite mõju võrdsuse tingimused kehtivad ainult siis, kui vaadeldud väärtuste ulatuvus on kõigi esinevate liikide (ökoloogiliste) nõudluste piirides. See järeldub mõjuva teguri väikeste erinevuste palju suuremast tähtsusest juhul, kui selle teguri väärtus on liigi nõudluste piiri lähedal. Kui nüüd ühe või mõne teguri mõju liigile on ebaproportsionaalselt suur, kaldub selle liigi jaotumus olenema sellest üksikust (või nendest mitmest) tegurist. Kui teguri enese väärtused on jaotunud juhuslikult, on liigi jaotumus samuti juhuslik. Kogemused looduses näitavad, et enamasti ei ole kasvukohategurite erinevate väärtuste jaotumus juhuslik (vaatleme, näiteks, selliseid tegureid nagu mulla niis-



kus ja lõimis). Seega võime arendada hüpoteesi, et kõrvalikalle juhuslikkusest liigi jaotumuses viitab sellele, et üks või mõned teguritest määratlevad liigi vitaalsuse või püsimise. Väide ei tarvitse tingimata kehtida. Üks tegur võib olla valitsevaks isegi siis, kui liik on jaotunud juhuslikult. Siiski on ebatõenäoline, et rohkem kui mõne liigiga koosluses on selline tegur ülevalitseva mõjuga ainult ühele liigile. Kui tegemist on rohkema kui ühe liigiga, olenemata sellest, kas ülevalitseva teguri mõju eri liikidele on ühesugune või mitte, võib oodata korrelatsiooniliikide esinemises või vitaalsuses (vt. ptk. 4). Nii viitab korrelatsioon ühe teguri või väheste tegurite ülevalitsemisele isegi siis, kui indiviidid on jaotunud juhuslikult.

Kuna taimede ja taimkatte jaotumust määravate põhjuslike tegurite uurimine on ökoloogia esmane eesmärk, on igaühe vahend, mis võib kaasa aidata nende kindlaksteegemisel, suure väärtusega. Samal ajal tuleb rõhutada, et mittejuhuslikkuse määramine ja analüüs on lähtepunktiks juhttegurite edasisele uurimisele, mitte aga eesmärk omaette. Mõõdalaskmistest selle mõistmisel tulenebki mõnede statistiliste tööde näivaltil viljatu iseloom ökoloogias (fütotsoonoloogias).

Kuigi liigi jaotumus koosluses on selle koosluse reaalne tunnus, pole mittejuhuslikkuse ilmumine prooviseerias absoluutne näitaja, vaid oleneb nagu frekventsuski kasutatud proovipinna suurusest ja mõnikord ka kujust. Seda võib illustreerida joonisega 11, kus on näidatud individide jaotumus üldiselt hõredana, kuid pillatud laikudega, milles liigi arvukus on kõrge. Sellises koosluses on suhteliselt väike ruut sagedamini tühi kui sama arvukusega, kuid juhuslikult jaotunud individidega koosluses. Vastavalt sellele esineb arvukuse kõrgeid väärtusi samuti sagedamini. Tegelikult on selles selge viide mittejuhuslikule jaotumusele. Siiski on väga väikese ruudu puhul, mil ruut on nii väike, et jääb tavaliselt tüh-



Joon. 11. Suurema tihedusega laigud üldise hõredama jaotumuse taustal. Olukord, mis on looduses tavaline.

jaks ka siis, kui on asetatud suurema tihedusega osadesse, olukord mõnevõrra erinev. Tühjade ja rohkem kui üht indiviidi sisaldavate ruutude arvu absoluutne suurenemine on nii väike, et seda pole võimalik kindlaks teha, kui just ei võeta väga suurt arvu proove. Nii pole ka mittejuhuslikkus ilmne. Kui kasutatakse suuri ruute, mis üldiselt sisaldavad ühte või mõnda suurema tihedusega laiku, kaldub isendite grupeerumine laikudesse mõjustama üksnes nende jaotumust ruudus ja mitte nende arvukust selles. Seliste prooviruutude põhjal järeldatud jaotumus kaldub seega olema juhuslik.\* Need järeldused on kergesti kontrolli-

\* Kas selliste suurte ruutude andmed vastavad täpselt juhuslikule jaotumusele, sõltub suure tihedusega laikude jaotumusest (vt. Goodall, 1952 a, lk. 205).

tavad tuntud jaotumust kujundatavates kunstlikes kooslustes (vt. Greig-Smith, 1952 a). Seega annavad paljud mittejuhuslikud mustrid isendite juhusliku jaotumuse, kui juhuslikult paigutatud ruudud on väga väikesed või väga suured, ja mittejuhusliku jaotumuse vahepealsete ruudusuurustega. On samuti selge, et mida väiksem on liigi tihedus suurema tihedusega laikudes, seda suurem on juhuslikkusest kõrvalekalde kindlakstegemiseks vajalike ruutude minimaalne suurus või arv. Tavaliselt väidetakse, et koosluse haruldasemad liigid on, välja arvatud vegetatiivse paljunemise juht, jaotunud juhuslikult, kuna tavalisemad liigid on harilikult mittejuhusliku jaotumusega. See järeldus võib osaliselt tuleneda seosest arvukuse ja mittejuhuslikkuse kindlakstegemiseks tarviliku vähima ruudusuuruse ning ruutude arvu vahel ja peab olema aktsepteeritud kriitiliselt.<sup>27</sup>

Indiviidide jaotumus võib olla ka regulaarsem, kui eeldab juhuslikkus, kuigi seda esineb palju harvem. Kui isendid on nii jaotunud, ei tee väga väikesed ruudud jällegi kindlaks kõrvalekaldumist juhuslikkusest, kuid suuremad teevad, ja üldiselt saadakse seda ilmsel kõrvalekalle juhuslikkusest, mida suurem on ruut.

Senini pole me asetanud küsimuse alla Poisson' rea vastuvõetavust juhuslikkuse kindlaksmääramise alusena. Poisson' jaotuse kehtimise tingimuseks on, et sündmuse esinemise tõenäosus on väga väike, kuid kui võetakse küllaldaselt suur arv proove, leiavad mõned neist aset. Prooviruutude andmete puhul on oluline taime leidmise tõenäosus vaadeldava ala mingis punktis. Eeldusel, et see on väike, võib vaadata Poisson' jaotust juhul, kui prooviala uuritakse mingi kogupinna suhtes väikese ruuduga. Bioloogilises sõnastuses kehtib eeldus juhul, kui liigi isendite arv proovipinnal on väike, võrreldes arvuga, mis sel pinnal võiks kasvada.<sup>28</sup> Tuleb et-  
<sup>27</sup> Osalt aitab olukorda selgitada jaotumusväli. (Vt. Frey, 1967. - ENSV TA Toim., 1. Joon. 3 - 5.) - Tõlk.

<sup>28</sup> S.o. sporaadiline jaotumus. - Tõlk.



tevaatlikult märkida, et keskmine indiviidide arv ruudus ei ole kohane otsustamisel Poisson' jaotuse vastuvõetavuse üle. Kui keskmine arvukus ruudus on näiteks kümme või sada, kehtib Poisson' jaotus sel juhul, kui maksimaalne võimalik arv, mis selles ruudus võiks esineda, on väga palju suurem.

Kui tegelikult esinev indiviidide arvukus läheneb maksimaalsele võimalikule<sup>29</sup>, lakkab Poisson' jaotus kehtimast. Selle asemel lähenevad juhuslikult jaotunud isendite erinevate arvude (ruudu kohta) sagedused binoomjaotusele, mis saadakse avaldisest  $(p + q)^n$ , kus  $n$  on maksimaalne võimalik arv ruudus,  $p$  mingi ruudu osa hõivamise tõenäosus (nii et  $np$  on keskmine arvukus ruudus) ja  $q = 1 - p$ . Binoomreal on  $n + 1$  liiget, mis annavad 0, 1, 2, ....,  $n$  indiviidi tõenäosuse ruudu kohta. Seega kui ruut võib sisaldada maksimaalselt 4 isendit, on binoomrida järgmine:

$$q^4 + 4pq^3 + 6p^2q^2 + 4p^3q + p^4.$$

Tabel 5 näitab erinevate indiviidide arvu (ruudu kohta) tõenäosust keskmise 3 puhul, väljendatuna Poisson' rea ning  $\frac{1}{3}$ -le,  $\frac{1}{2}$ -le ja  $\frac{2}{3}$ -le maksimaalsest indiviidide arvust vastavate binoomridadega. Võib näha, et nende suhtelise tiheduse eri astmetel avaldub märgatav lahkumine Poisson' ja binoomridade vahel, mis suureneb arvukuse lähenemisega maksimaalsele. Kõigis binoomridades on suurem osa väärtusest keskmise lähedal ja vähem äärmuslikke väärtusi kui Poisson' reas.

Maksimaalselt võimalik tihedus ja vastavalt maksimaalne isendite arv, mis võib esineda teatud suurusega ruudus, on teoreetilised mõisted, mida pole võimalik täpselt määrata, kuigi pakuvad mõnikord huvi. Neid on võimalik umbkaudu hinnata morfoloogiliste ja liigi nõudlusi iseloomustavate teadmiste alusel. Antud juhul on tähtis mõningane viide suhtelisele tihedusele, mille puhul Poisson' rida

<sup>29</sup> S.o. liitejaotumus, kus Poisson' rida kirjeldab mitte taimede esinemist, vaid pigem puudumist, ja  $\bar{x}$  asemel tuleb siin kasutada  $x_{\max} - \bar{x}$ . -Tõlk.

T a b e l 5

Erinevatele jaotustele vastavad tõenäosused 0,1,2,3  
jne. indiviidi leidmiseks proovipindadel keskmisega  $\lambda$

Indiviidide arv proovi- pinnal	J a o t u s			
	Poisson	Binoom $(\frac{1}{3} + \frac{2}{3})^9$	Binoom $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^6$	Binoom $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^4$
0	0.0498	0.0260	0.0156	0.0039
1	0.1494	0.1171	0.0937	0.0469
2	0.2240	0.2341	0.2344	0.2109
3	0.2240	0.2731	0.3125	0.4219
4	0.1680	0.2048	0.2344	0.3164
5	0.1008	0.1024	0.0937	
6	0.0504	0.0341	0.0156	
7	0.0216	0.0073		
8	0.0081	0.0009		
9	0.0027	0.0001		
> 9	0.0012			
Dispersioon	3.00	2.00	1.50	0.75

lakkab andmast küllaldast lähendust juhuslikkuse alusel eeldatavale jaotusele. Õnneks võib seda kergesti saada.

Poisson' rea dispersioon (varieeruvus) võrdub selle (aritmeetilise) keskmisega. Poisson' rea alusel eeldatavast jaotussagedusest kõrvalekaldumise astme määr tuleneb seetõttu dispersiooni suhtest keskmisesse. Selle suhte erine mine ühest omab standardvea

$$\sqrt{\frac{2}{N-1}},$$

(kus N on vaatluste arv) ja erinevuse olulisust saab hinnata t-testil.

Binoomrea  $(p + q)^n$  dispersioon on  $n p q$ , mis on alati väiksem kui binoomrea keskmine  $n p$ . Dispersiooni ja keskmise suhe on seega

$$\frac{n p q}{n p} = q = 1 - p.$$

Kui seda väärtust hinnata kõrvalekalduvana ühest (oletusel, et faktiliselt on tegemist Poisson' jaotusega), võime asendada:

$$1 - p = 1 - ts,$$

ja nii annab  $p = ts$  meile  $p$  väärtuse ehk osa maksimaalsest võimalikust tihedusest, mille puhul erinevus Poisson' ja binoomjaotuse vahel on määratav mingil soovitud tõenäosusastmel. Selles avaldises on

$$s = \sqrt{\frac{2}{N-1}} \quad \text{dispersiooni ning keskmise}$$

suhte ja  $l$  vahelise erinevuse standardviga, ja  $t$  väärtus seostub vaatluste arvuga soovitud tõenäosusastmel:

100	vaatluse	puhul	on $s$	: 0,1421
500	"	"	$s$	= 0,06331
1000	"	"	$s$	= 0,04474

Tõenäosusastmel	5 %	on $t$	= 2,0
"	1 "	$t$	= 2,6
"	0,1 "	$t$	= 3,4

vaatluste arvu 100 puhul. Kui  $N = 500$  või 1000, on  $t=3,3$ . Kasutades neid väärtusi, saame järgnevad  $p$  ligikaudsed väärtused:

N	Tõenäosus (%)		
	5	1	0,1
100	0,28	0,37	0,48
500	0,13	0,16	0,21
1000	0,09	0,12	0,15



Kui olulisuse näitajana aktsepteeritakse 5 %-line tõenäosus, võib 100 vaatluse puhul oodata, et 50 protsendil katseist on oluline lahkumine Poisson' jaotusest siis, kui juhusliku populatsiooni tihedus on 28 % või rohkem maksimaalsest. Kui aga kasutatakse 500 vaatlust, kehtib see juba 13 %-lisest (maksimaalsest) tihedusest alates. Kui lahkuminek olulisuse üle otsustamisel on vajadus äärmuslikuma 1%-lise tõenäosustaseme järele, peaks tihedus olema maksimaalsest 37 % 100 vaatluse või 16 % 500 vaatluse puhul, kusjuures lahkuminekud oleksid tõestatavad 50 %-s katsetest. Tuleb märkida, et see seos binoom- ja Poisson' jaotuse vahel ei sõltu ruudu suurusest.

Maksimaalsele lähenevate tiheduste oodatavat jaotust võib käsitleda ka teisiti. Kuna taimeisendi suurus on lõplik, on tema keskpunkti (milles seda taime leppeliselt vaadeldakse paiknevat) ümber alati pind, millel teise isendi esinemise võimalus on maha surutud, kuna kaks isendit ei saa kasvada kohakuti. Kui tihedus on maksimaalse suhtes väike, on pinnad, kus esinemise tõenäosus on selliselt vähendatud, kogupinnaga võrreldes väikesed ja ei mõjosta oluliselt tõenäosuse ühetaolist jaotumust kogu pinnal. Kui suhteline tihedus on suur, muutub liigi esinemise tõenäosuse jaotumus märgatavalt ebaühtlaseks, ja enam ei tule kõne alla Poisson' jaotuse kehtivus.

Kui indiviidide suurus on ulatuslikult varieeruv, on olukord keerukam. Maksimaalse tiheduse puhul või nad suurte indiviidide vahelised suhteliselt väikesed ruumid olla hõivatud suhteliselt suure arvu väikeste isendite poolt, andes isendite palju ebaühtlasema jaotumuse kui vastav juhuslik jaotumus (Pielou, 1960). Kuigi see võib teoreetiliselt komplitseerida mittejuhusliku jaotumuse interpreteetimist, ei näi sellel olevat praktilist tähtsust. Tõenäoliselt esineb sellist nähtust looduslikus taimkattes harva (võib esineda näiteks looduslikult uue-

nevas, ühest või peaaegu ainult ühest liigist koosnevas puistus). Pealegi ei käsitle praktiseeriv ökoloog niivõrd erineva suurusega indiviide samal alusel.

Kõrvalekaldumiseks juhuslikkusest on kaks<sup>30</sup> võimalust:

1) indiviide kalduvad olema koondunud laikudesse (joon.

2 (c) ja 11), mille uurimisel saadakse ekstsess nullvaatlustes (tühjade ruutude suurem sagedus) ja suurtes vaatlusväärtustes, võrreldes juhusliku jaotumusega (normaaljaotuskõveraga), ja

2) taimeisendid kalduvad paiknema ühtlaselt (joon. 2a), nii et uurimisel saadakse puudujääk nullvaatlustes (tühjade ruutude arvus) ja kõrgetes väärtustes ning ekstsess keskmisele lähedastes väärtustes.

Esimest on nimetatud üledispergeeritud (vastavalt saadud jaotuskõverale) ja viimast alladispergeeritud jaotumuseks. Kahjuks on neid kahte oskussõna mõnikord kasutatud vastupidises tähenduses, pidades silmas mitte jaotuskõverat, vaid indiviidide jaotumust maapinnal. Nii on need muutunud segaduse allikaks ja neist on parem hoiduda. Üldiselt on viimasel ajal agregatsioonjaotuste puhul kasutatud mõistet nakatusjaotumused (contagious) ja see näib olevat kohane termin, kuigi kasutati esmalt Pölya poolt aggregeerumise teatud tüübi<sup>31</sup> tähistamiseks. Üheilmelisi

<sup>30</sup> Jaotumusväljal eristab T. Frey (1967) 5 kategooriat, s.o. lisaks tekstis nimetatule veel sporaadiline, liite- ja juhuslik jaotumus, mis seostavad vaadeldud ja teoreetiliselt maksimaalse tiheduse suhtega. - Tõlk.

<sup>31</sup> Just seetõttu tuleks ka edaspidi nakatusjaotusi mõista kitsamas ja eeskätt matemaatilises mõttes, agregatiivseid ehk agregatsioonjaotusi aga laiemas ja põhiliselt fütotsoonoloogilises tähenduses, tehes isegi vahet terminite "jaotus" (matem.) ja "jaotumus" (jaotumusviisi tüüp taimekoosluses) vahel. Käesoleva teksti eestikeelses tõlkes on seetõttu "nakatusjaotus" asendatud "agregatsioonjaotumusega". - Tõlk.

jaotumusi võib nimetada regulaarseteks. Regulaarjaotumusi leidub looduses harva, ja tähelepanu on õigusega kontsentreeritud agregatsioonjaotumustele.

On esitatud mitmesuguseid juhuslikkusest kõrvalekalandumise teste ja mõõte. Neist tähtsamaid käsitletakse allpool. Nende kasutamise demonstreerimiseks on sobiv vaadelda nende rakendamist ühele andmete seeriale. Lubjari-kastel niitudel saadi 200 vaatlusega  $10 \text{ cm}^2$  ruutudes Carex flacca võsude arvu loendamisel järgmised tulemused:

Võsude arv ruudus	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ruutude arv	134	34	12	8	8	-	1	1	1	-	1
Keskmine arvukus ruudus	0,725										

### 1) $\chi^2$ -test.

Arvutatakse Poisson' jaotus vaadeldud keskmisega ning võrreldakse 0, 1, 2 jne. isendit sisaldavate ruutude vaadeldud arve teoreetiliste sagedustega  $\chi^2$ -testi abil. Seda on kasutanud Blackman (1935) ja paljud hilisemad uurijad.

Carex flacca andmete puhul on  $m = 0,725$  ja  $e^{-m} = 0,48433$  (vt. lisa B, tabel 3). Seega on tühjade ruutude (nullvaatluste) oodatav arv (teoreetiline sagedus)  $200 \times 0,48433 = 96,866$ . Poisson' rea ülejäänud liikmed on lihtsasti arvutatavad alljärgnevas tabelis näidatud viisil.

Vaadeldud sagedusi ruutudes, mis sisaldavad 3 või rohkem indiviidi, tuleb käsitleda koos, kuna on nõu av, et teoreetilised väärtused igas võrdlusühikus oleksid suuremad kui 5\*. (See on  $\chi^2$ -testil tavaliselt kasutatav suvaline tase madalate teoreetiliste väärtuste erinevuste

\* Cochran (1954) oma väga väärtuslikus  $\chi^2$  üldistavas arutelus loeb teoreetilise väärtuse miinimumpiiri 5 liiga kõrgeks, kuna see põhjustab testi kasutatavuse olulist piiramist.



Indi- viide ruu- dus	Ruutude arv		Eri- nevus	$\chi^2$
	Teoreetiline	Vaa- del- dud		
0	$200 e^{-m} = 200 \times 0,48433 = 96,866$	134	37,134	14,24
1	$200 m e^{-m} = 96,866 \times 0,725 = 70,228$	34	36,228	18,69
2	$\frac{200 m^2 e^{-m}}{2!} = 70,228 \times \frac{0,725}{2} = 25,458$	12	13,458	7,11
3	$\frac{200 m^3 e^{-m}}{3!} = 25,458 \times \frac{0,725}{3}$			
3 <	$\begin{array}{r} = 6,152 \\ 1,296 \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{r} = 6,152 \\ 1,296 \end{array}} \right\} 7,448$	20	12,552	21,15
	200	200		61,19

ebaproportsionaalse mõju kõrvaldamiseks). Kõigi klasside  $\chi^2$  koguväärtust<sup>32</sup> võrreldakse  $\chi^2$ -tabelis, kuhu sisenetakse kahe võrra väiksema vabadusastmete arvuga kui klasside arv, mille põhjal summaarne  $\chi^2$  arvutati, kuna 1 vabadusaste kulub keskmise määramiseks. Antud juhul on  $\chi^2$ -testiks 2 vabadusastet ja 0,1 %-lisel tõenäosustasemel on  $\chi^2$  väärtus 13,81. Antud juhul on tõenäosus vaadeldud jaotuse juhuslikuks saamiseks seega palju väiksem kui 0,1 % ja järelikult näitavad andmed väga selget mittejuhuslikku jaotumust.

2) Dispersiooni suhe keskmisesse /Dispersioonikoefitsient (Blackman, 1942) või suhteline varieeruvus (Clapham, 1936)/.

See test tugineb Poisson' jaotuse dispersiooni ja keskmise võrdumisele. Kui dispersiooni suhe keskmisesse on väiksem kui 1, on tegemist regulaarjaotumusega, kui aga suurem kui 1, agregatsioonjaotumusega.

<sup>32</sup> Igas klassis arvutatakse empiiriline  $\chi^2$ , mis võrdub vaadeldud ja teoreetilise sageduse vahe ruudu ja teoreetilise sageduse jagatise, mis on toodud tabeli viimases lahtris. - Tõlk.

Vaadeldud suhte ja ühe vahelise erinevuse olulisuse hindamiseks võib kasutada kaht moodust. Esiteks võib erinevust võrrelda tema standardveaga t-testil. Standardviga ei sõltu indiviidide tihedusest ja oleneb ainult proovide arvust. Blackman (1942) kasutas

$$s = \sqrt{\frac{2N}{(N-1)^2}},$$

kus N on proovide (vaatluste) arv. Bartlett (toodud Greig-Smith, 1952 a lisana) märkis, et täpsem väärtus on

$$s = \sqrt{\frac{2}{(N-1)}}.$$

Erinevus nende kahe s väärtuse vahel on küllalt suurte N väärtuste korral väike. Lisas B on antud  $\sqrt{\frac{2}{(N-1)}}$  tabel valitud N väärtustele (tabel 4).

Teine test rakendab olulisuse hindamisel dispersiooni indeksit

$$\frac{S(x - \bar{x})^2}{\bar{x}}, \text{ s.o. } \frac{\text{dispersioon}}{\text{keskmine}} \cdot (\text{vaatluste arv} - 1).$$

Olulisust hinnatakse  $\chi^2$ -tabeli järgi, kusjuures vaadeldud dispersiooniindeksi võrdlemiseks sisenetakse tabelisse vabadusastmete arvuga  $n - 1$ . Seda dispersiooni ja keskmise suhte hindamise meetodit eelistavad Skellam (1952) ning David ja Moore (1954).

Carex flacca andmete puhul:

$$Sx = 145; Sx^2 = 531, S(x - \bar{x})^2 = 531 - \frac{(145)^2}{200} = 425,875.$$

$$\text{Dispersioon } \frac{425,875}{199} = 2,140075,$$

$$\frac{\text{dispersioon}}{\text{keskmine}} = 2,9518.$$

Selle väärtuse kõrvalekalde (ühe suhtes) standardviga on

$$\sqrt{\left(-\frac{2}{199}\right)} = 0,1003.$$

Seega  $t = \frac{2,9518 - 1}{0,1003} = 19,46,$

ja vabadusastmete arvuga 199 on (juhusliku jaotuse) tõenäosus (t-tabelist) palju väiksem kui 0,1 %.

Dispersiooniindeks on  $I = 2,9518 \times 199 = 587,41$ <sup>33</sup> vabadusastmete arvuga 199. Tavaline  $\chi^2$ -tabel sisaldab väärtusi ainult kuni 30 vabadusastmeni. Suurema vabadusastmete puhul võib oletada, et  $\sqrt{2\chi^2}$  allub normaaljaotusele ligikaudu  $\sqrt{2N - 1}$  ühikdispersiooniga, nii et väärtust  $\sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2N - 1}$  võib võrrelda normaalderivaatide tabeliga (Fisher, 1941 § 20).  $\chi^2$  tõenäosus vastab normaaljaotuskõvera ühele tiivale, s.o. tabelist saadud tõenäosus tuleb poolitada. Carex flacca andmete puhul

$$\sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2N - 1} = \sqrt{1174,82} - \sqrt{399} = 14,301.$$

Normaalderivaatide tabelis on vastav tõenäosus väga madal. ( $\chi^2$  tõenäosus 5 % vastab väärtusele 3,29).

Kui kõrvalekalle juhuslikkusest on regulaarjaotumuse suunas, võib dispersiooniindeksi väärtust pidada oluliseks, kui tõenäosus  $\chi^2$  tabelis on ebatavaliselt kõrge, näiteks tõenäosus 95 protsenti vastab 5 %-le agregatsiooni- jaotumuse puhul ja 99 % vastab 1 %-le. Kui protseduur teostatakse suure vabadusastmete arvu puhul, kasutatakse

<sup>33</sup> Viimane on empiirilise  $\chi^2$  hinnanguks, mis tulebki paigutada avaldisse  $\sqrt{2\chi^2}$  - Tõlk.



avaldist  $\sqrt{2N-1} - \sqrt{2\chi^2}$  ja olulisuse nentimiseks on tarvilik madal tõenäosus. Numata homogeensuskoeffitsient (Numata, 1949, 1954), mida on kasutatud paljudes uurimustes Numata ja teiste poolt, on samuti seotud dispersiooni suhtega keskmisesse. Prooviseeria puhul ruutude arvuga  $n$  ja tihedusega  $\bar{x}$  ning standardveaga  $s$  väljendub see

$$h = t \cdot \frac{1}{\sqrt{n}} \cdot \frac{s}{\bar{x}},$$

kus  $t$  väärtuse määrab soovitud tõenäosus. Saadud väärtus sõltub selgesti nii arvukusest ja proovide arvust kui ka kõrvalekaldumisest juhuslikkusest. Kui koeffitsient väljendada, nagu soovitab Numata, vaadeldud suuruse suhtena juhusliku jaotuse alusel oodatavasse (sama arvukuse ja sama proovide arvu puhul), taandub see suhteks

$$\sqrt{\frac{\text{dispersioon}}{\text{keskmine}}}.$$

### 3) Moore'i $\phi$ test. (Moore, 1953)

Kui indiviidide keskmine arv ruudu kohta on suur või kui jaotumus on märgatavalt agregatiivne, sisaldavad mõned ruudud suure arvu indiviide, mille lugemine on üheaegselt aeganõudev ja vigaderohke. Moore esitas testi, mis tugineb ainult kolmele esimesele sagedusklassile (0, 1 ja 2 indiviidi ruudus). Ta väljendab:

$$\phi = \frac{2n_0 n_2}{(n_1)^2},$$

kus  $n_0$ ,  $n_1$  ja  $n_2$  on ruutude arvud, mis sisaldavad vasta-

valt 0, 1 ja 2 indiviidi. Poisson' jaotuse puhul on  $\emptyset = 1$ . Agregatsioonjaotumuse puhul ekstsessiga nullvaatlustes ja puudujäägiga üht indiviidi sisaldavate ruutude osas ületab  $\emptyset$ , oleneb  $n_2$  suurusest, üldiselt ühte. Vähemalt võime järeldada, et kui  $\emptyset$  on tunduvalt suurem kui 1, on jaotumus mittejuhuslik. (Mõned regulaarjaotused annavad samuti  $\emptyset > 1$ .) Moore'i poolt on tuletatud Poisson' jaotusele vastavate proovide keskmine  $\emptyset$  väärtus ja selle standardviga, mis oleneb keskmisest ja ruutude arvust. Ta annab tabeli (lisa B, tabel 5), mis näitab  $\emptyset$  suurust pluss kahekordne standardviga, s.o. ligikaudu 5 % tõenäosusel, olenevalt keskmise  $m$  ja vaatluste arvu  $N$  väärtusest. Arvukuse  $m$  määramine tugineb ruutude täielikule loetlemisele. Siiski vastab igale  $m$  väärtusele ainuvõimalik  $R$  väärtus (kolme esimesse klassi langevate ruutude protsent) ja tabelisse viib siseneda vastavalt  $R$  väärtusele  $m$  asemel. See võrdub keskmise hindamisega ainult esimese kolme klassi alusel.

Carex flacca andmete puhul

$$n_0 = 134, n_1 = 34, n_2 = 12,$$

$$\emptyset = \frac{2 \times 134 \times 12}{34^2} = 2,782,$$

$$R = \frac{134 + 34 + 12}{200} \cdot 100 = 90;$$

5 %-lise tõenäosusega  $\emptyset$  väärtus on tabelis ligikaudu 1,66 (lähimad väärtused tabelis on  $R = 92$ ,  $\emptyset = 1,66$  ja  $R = 81$ ,  $\emptyset = 1,68$ ), mis viitab mittejuhuslikule jaotumusele.

4) Ashby ja Stevens'i test. (Ashby, 1935)

Test tugineb juhuslikule proovivalikule paljudeks väikesteks allruutudeks (seksioonideks) jagatud ruutudega, milles vaadeldud tühjade seksioonide arvu võrreldakse ruudu tiheduse alusel oodatava teoreetilise tühjade seksioonide arvuga, mis väljendub:

$E = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^s$ , kus  $n$  on seksioonide arv ja  $s$  on indiviidide koguarv ruudus. Ehkki on võimalik võrrelda vaadeldud ja teoreetiliste tühjade seksioonide arvu üksiku ruudu alusel, on tühjade seksioonide arvu jaotus normaaljaotusest niivõrd erinev, et olulisuse testi sooritamiseks tuleb mitmete ruutude andmed ühendada. Lugeja tutvugu olulisuse testi üksikasjadega originaalteose järgi.

5) David ja Moore (1957) soovitasid testi, mis baseerub maa-ala jaotamisel paralleelseteks ribadeks ning isendite kauguse (riba algusest) ribadevahelise ja ribadesisese varieeruvuse võrdlemisel. Kuna see tugineb kõigi isendite paiknemise täpsele tundmisele vaadeldava proovipinna kahe külje kui koordinaattelgede suhtes, on selle meetodi praktiline väärtus piiratud.

6) Aberdeen (1958) märkis, et kui on olemas frekventsuse andmed mitmesuguse suurusega ruutude kohta, näitab mittejuhuslikku jaotumust mõnesugune kõrvalekalle lineaarsest seosest ruudu suuruse ja liigi protsentuaalse puudumise logaritmi graafikul.



Ülaltoodud testid käsitlevad kõrvalekalde kindlakstegemist juhuslikkusest, kuigi suhe dispersioon : keskmine on samuti kasutuskõlblik kõrvalekalde suuruse mõõt. On esitatud rida teisi vahendeid, mis näitavad kõrvalekalde suurust, kuid ilma olulisuse hinnanguta.

#### 7) Laiksuse indeks.

David ja Moore (1954) panid ette kasutada suurust (vaadeldud dispersioon - 1), mida nad nimetasid laiksuse indeksiks. Indeksi väärtus on juhusliku jaotumuse puhul null. Nad andsid juhise kahes eri proovis vaadeldud väärtuste erinevuse olulisuse hindamiseks, näiteks sama liigi võrdlemiseks kahel erineval kasvukohal. See tugineb sama ruutude arvu kasutamisele mõlemal juhul ja omab arvutuskuju:

$$w = -\frac{1}{2} \log_e \frac{v_1 \lambda_2}{\lambda_1 : 2}, \text{ kus } \lambda_1, \lambda_2 \text{ on}$$

vaadeldud keskmised ja  $v_1, v_2$  kahe prooviseeria dispersioonid. Kui  $w$  langeb väljapoole piire  $\pm 2,5 / \sqrt{N-1}$ , kus  $N$  on ruutude arv kummaski prooviseerias, näitab see olulist erinevust laiksuse indeksites. Kui kogusagedusest paikneb pool või rohkem kolmes esimeses klassis (0,1,2 indiviidi ruudu kohta), soovivad nad teist protseduuri, mis baseerub mittejuhuslikkuse  $\emptyset$  testil. Muidugi hindab alternatiivtest erinevusi kahe prooviseeria keskmiste ja dispersioonide vahel üheaegselt. Kuna keskmised on aga enamasti erinevad, on sellel testil üksnes piiratud väärtus.

### 8) Vaadeldud ja arvutatud tiheduse suhe.

Kui liik on jaotunud agregatiivselt, on hõivatud ruute vähem kui sama tihedusega juhusliku jaotumuse puhul. Kui tihedus arvutatakse vaadeldud frekventsuse järgi vastavalt seosele

$$F = 100 (1 - e^{-m}),$$

saadakse vaadeldust väiksem väärtus. Seetõttu annab vaadeldud arvukuse suhe frekventsuse alusel arvutatud arvukusesse mittejuhuslikkuse mõõdu. See suhe on suurem kui üks agregatsioonjaotumuse ja ühest väiksem regulaarjaotumuse puhul. Oodatavate teoreetiliste arvukuste tabel on antud lisas B (tabel 6). Seda vahendit kasutatakse esmakordselt nähtavasti McGinnies (1934).

9) Fracker ja Brischle (1944) rakendasid eelmisega üsnagi sarnast mõõtu, kasutades vaadeldud ja arvutatud arvukuse erinevuse suhet arvutatud arvukuse ruudusse, s.o.

$$\frac{\frac{m_{\text{vaad.}} - m_{\text{arv.}}}{(m_{\text{arv.}})^2}}{.}$$

Suhe on null juhusliku, positiivne agregatsiooni- ja negatiivne regulaarjaotumuse puhul. Fracker ja Brischle järeldasid, ilmselt empiiriliselt, et väärtusi 0,0001 kuni 0,003 võib oodata juhusliku jaotumuse puhul ja et väärtused üle 0,02 viitavad määratletavale agregeerumisele.

### 10) Abundantsuse ja frekventsuse suhe.

Whitford (1949) soovitas agregeeruvuse mõõduna kasutada abundantsuse (keskmine arvukus hõivatud ruutudes)

suhet frekventsusesse. Abundantsus suhtub arvukusse (tihedusesse) ja frekventsusesse järgmiselt:

$$\text{abundantsus } A = \frac{\text{indiviidide koguarv}}{\text{hoivatud ruutude arv}} ,$$

$$\text{arvukus } D = \frac{\text{indiviidide koguarv}}{\text{ruutude koguarv}} ,$$

$$\text{frekventsus } F = \frac{\text{hoivatud ruutude arv}}{\text{ruutude koguarv}} \times 100 ,$$

nii et  $A \times F = 100 D$ .

Sama tihedus võib tuleneda kõrgeast frekventsusest ja madalast abundantsusest (regulaarjaotumus) või madalast frekventsusest ja kõrgeast abundantsusest (agregatsioonjaotumus). Abundantsuse ja frekventsuse suhe võrdub:

$$\frac{A}{F} = \frac{100 D}{F^2} .$$

Sellel suhtel puudub ettemääratud juhuslikule jaotumusele vastav üksikväärtus, mis tõsiselt piirab selle kasutatavust võrdlusteks. Nii on oodatud väärtused

$$F = 1 \% \quad 1.005 \text{ ja}$$

$$F = 99 \% \quad 0.047 .$$

Regulaarjaotumused annavad väiksemaid ja agregatsioonjaotumused suuremaid väärtusi kui juhuslik jaotumus.

11) Morisita (1959 a) arendas juhuslikkusest kõrvalekalde mõõdu, mis baseerub Simpsoni (1949) esitatud liiglerisuse näitajal otsese Poisson' jaotuse asemel. Simpsoni mõõt on  $\sum \pi^2$ , kus  $\pi_1, \dots, \pi_z$  on indiviidide osa (tervest),



mis langeb igasse Z-grupist. See ulatub 1-st, mil kõik indiviidid on koondunud ühte gruppi,  $1/\bar{z}$ -ni, mil indiviidid jagunevad gruppide vahel võrdselt.  $\sum \pi^2$ , populatsiooni tegeliku näitaja hinnangu annab

$$\delta = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$$
, kus  $n_1, \dots, n_q$  on  $q$  grupis vaadeldud indiviidide arvud ja  $N$  vaadeldud indiviidide koguarv. Morisita vaatleb gruppide ruute ja väljendab dispersiooni mõõduna

$$I_s = q\delta,$$

mille väärtus on juhusliku jaotumuse puhul 1 ja muutub 1-st  $q$ -ni agregatsioonjaotumuse puhul (või täpsemalt, läheneb 1-le juhusliku jaotumuse puhul, kui  $N$  suureneb) ja on ühest väiksem regulaarjaotumuse korral.

Morisita soovib hinnata kõrvalekallet juhuslikkusest valemi järgi:

$$\frac{I_s \cdot (N-1) + q - N}{q-1}$$

F tabelites vabadusastmetega  $n_1 = q-1$ ,  $n_2 = \infty$ . Selle murru lugeja on sama mis ülal (2) kasutatud dispersiooniindeks  $S(x - \bar{x})^2 / \bar{x}$ , ja seda võib võrrelda otseselt  $\chi^2$  tabelis.

Carex flacca andmete puhul:

$$N = 145, N(N-1) = 20880,$$

$$\sum n(n-1) = \sum n^2 - N = 531 - 145 = 386,$$

$$\delta = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)} = 0,0184866,$$

$$I_{\delta} = 3,69732,$$

$$I_{\delta}(N-1) + q - N = 587,41, \text{ nagu eespoolgi (2).}$$

Mõnikord soovitakse võrrelda kahe või rohkema koosluse mittejuhuslikkuse keskmist astet. Üksikute liikide mittejuhuslikkuse näitajaid võib kombineerida mitmesugustel viisidel. Curtis ja McIntosh (1950) soovitavad kasutada vaa-deldud arvukuste summa suhet frekventsuse alusel arvutatud arvukuste summasse, s.o.

$$\frac{\sum m_{\text{vaad.}}}{\sum m_{\text{arvut.}}}$$

Nad märgivad, et see mõõt on kaalustatud rikkalikumalt esinevate liikide kasuks, mis "näib olevat õige taimekoosluse üldise käsitluse seisukohalt".

On olemas hulk juhusliikkusest kõrvalekaldumise teste ja indekseid ning on tähtis kaalutleda nende suhtelist väärtust. Esimesel pilgul võib näida, et alati on kõige parem kasutada Poisson' jaotusele vastavuse hindamist  $\chi^2$ -testil, kuid sellel on mõningaid puudusi. Enne  $\chi^2$  arvutamist tuleb ühendada madala teoreetilise sagedusega klassid. Tavaline suvaline miinimumpiir teoreetilisele sagedusele kõigis klassides on viis. Mittejuhuslikkuse üks tavalisemaid väljendusi on selles, et esineb väike arv ebatavaliselt suure indiviidide arvuga ruute ja

vastavalt suur arv väga vähe või mitte ühtegi isendit sisaldavaid ruute. See tähendab, et suure indiviidide arvuga (kui keskmine arvukus on suur) ruutude, mille teoreetiline sagedus on väike, ja väheste või mitte ühegi indiviidiga ruutude sagedused tuleb ühendada. See võib põhjustada Poisson' jaotusest lahkuminekute olulise varjutamise ja testi võimetuse mittejuhuslikkuse ilmutamiseks. Vaatleme järgneval 100 proovi andmeid.

Arv ruudus	Vaadeldud sagedus (ruutude arv)	Teoreetiline sagedus	Keskmine arv ruudus
0	21	14,08	
1	27	27,61	
2	22	27,05	1,96
3	14	17,68	
4	8	8,66	
5	2	3,39	
6	3	1,11	
7	1	0,31	
8	2	0,08	
8 <	0	0,03	

Andmed näitavad tugevat agregeerumist: keskmise ja dispersiooni suhe on 1,65 (tõenäosus dispersioonindeksi järgi palju väiksem kui 0,1 %). Enne  $\chi^2$  rakendamist tuleb tabel ümber kujundada:

Arv ruudus	Vaadeldud sagedus	Teoreetiline sagedus
0	21	14,08
1	27	27,61
2	22	27,05
3	14	17,68
3 <	16	13,58



See annab  $\chi^2 = 5,55$  vabadusastmete arvuga 3 ja 10-20 % tõenäosusega, mis ei viita kõrvalekaldele juhuslikkusest. Teine raskus ilmneb siis, kui keskmine on madal ja ruute saab grupeerida ainult kahte klassi; tühjadeks ja hõivatuteks (kui igal klassil peab olema 5-st suurem teoreetiline sagedus), ja seega ei jää  $\chi^2$ -le ühtki vabadusastet (näiteks kui 100 proovi keskmine on 0,29, kujuneb teoreetiliseks sageduseks 74,8 tühjade ruutude, 21,7 ühe indiviidiga ruutude ja 3,5 kahe või rohkema indiviidiga ruutude osas; seega tuleb teoreetilised sagedused ühendada: 74,8 tühja ja 25,2 hõivatud ruutu). Mõlemast raskusest saab hoiduda proovide arvu suurendamisega, kuid sagedasti pole võimalik seda teha, tekitamata töökulu ja saadava informatsiooni vastuolu.

Dispersiooni ja keskmise suhte erinemine 1,0-st tuleb Poisson' jaotusest kõrvalekalduumise ühest aspektist, ebanormaalselt suure või väikese dispersiooni esinemisest. Vaatleme järgmist, Evansi (1952) esitatud hüpoteetilist juhtu 101 prooviga ja keskmisega 1,00:

Arv ruudus	Vaadeldud sagedus	Teoreetiline sagedus
0	20	37,16
1	76	37,16
2	-	18,58
3	-	6,19
4	-	1,55
5	5	0,31
5 <	-	0,05

Vaatamata ilmsele mittejuhuslikkusele võrdub dispersioon täpselt keskmisega, kuigi otsene võrdlus teoreetilise sagedusega annab  $\chi^2 = 63,24$  vabadusastmete arvuga 2 ja palju väiksema tõenäosusega kui 0,1 %. Üldjoontes regulaarse jaotumuse selline kombinatsioon üksikute indiviidigruppidega on looduslikus taimkattes ebatõenäoline ja on igal juhul äratuntav ka ilma testi kasutamisetä. Mittejuhuslikkuse kõige tavalisem tüüp on tühjade kui ka suure indiviidide arvuga ruutude esinemise ekstsess (oodatust suurem sagedus) kas ebasoodsatest kasvukohafaktoritest või konkureerivate liikide esinemisest põhjustatud liigi puudumise tõttu osal maa-alast, või siis vegetatiivsest paljunemisest või levimisvahendite puudulikkusest tuleneva agregeerumise tõttu. Seda tüüpi lahkuminekute puhul on dispersiooni ja keskmise suhte test tavaliselt tundlik. Kaks viimast näidet rõhutavad, et ilmset mittejuhuslikkust võib kindlaks teha üks kahest, kas  $\chi^2$  kokkulangevuse test või dispersiooni ja keskmise suhte test, sellal kui teine neist pole selleks suuteline.<sup>34</sup> Seda on näidatud nii kunstlike "koos-

<sup>34</sup> S.o., pidades silmas jaotumusvälja, sobib  $\chi^2$  test sporaadilise jaotumuse puhul; juhusliku jaotumuse korral on kasutatav pigem dispersiooni ja keskmise suhte test, ehki ka viimane tuleneb Poisson' jaotusest. Tüüpilist normaaljaotuskõverat, mis sobib juhusliku jaotumuse kirjeldamiseks (kui tegemist on pidevate, mitte aga diskreetsete tunnustega), iseloomustab dispersioon, mis nähtavasti alati ületab keskmist. Sellest tulenevalt tuleb kõne alla nende suhte 1,0 kasutamine mitte juhusliku jaotumuse "keskpaiga", vaid juhusliku ja regulaarjaotumuse vahelise piiri tähistamiseks. -Tõlk.

luste" tuntud jaotumuse ringpindade (Greig-Smith, 1952, a) kui ka metsataimede puhul (Greig-Smith, 1952, b).

Dispersiooni ja keskmise suhet kui mittejuhuslikkuse näitajat on kritiseerinud Skellam (1952), sest see suhe oleneb kasutatud ruudu suurusest. Siiski on eespool näidatud, et mittejuhuslikkuse ilmnemine diskreetsetes proovides oleneb alati kasutatud proovipinna suurusest. Samasugune eeldatav puudus kehtib kõigi esitatud testide ja vahendite puhul, mida osalt tõestasid ka Curtis ja McIntosh (1950). Mittejuhuslike jaotumuste käitumine on, tõepoolest, erinevate ruudusuuruste puhul erinev, võimaldades saada informatsiooni skaalas, milles mittejuhuslikkus tegelikult avaldub. Jones (1956) kritiseeris dispersiooni ja keskmise suhte testi kahel põhjusel. Ta väidab, et väga väikese keskmise korral osutub see korrapäraselt käituvaks "arvate rasti seetõttu, et Poisson' jaotuse dispersiooni kõrvalekaldeid selle keskmisest jaotuvad väga tugevasti asümmeetriliselt". On tõsi, et dispersiooni ja keskmise suhte testi tulemusi peab väga väikese keskmise korral tõlgendama ettevaatlikult, kuid nendes tingimustes saab ka  $\chi^2$  kokkulangevuse testi rakendada üksnes proovide arvu tunduvalt suurendades. Moore'i  $\emptyset$  test, mis on mõeldud eeskätt juhtudele, mil keskmine on suhteliselt suur, on väga madala keskmise puhul samuti ebatäpne, sest siis on ka kahte indiviidi sisaldavate ruutude sagedus madal. Väga madalate keskmiste korral tuginevad seega dispersiooni ja keskmise



suhte testile parema puudumisel. Jones'i teine kriitiline märkus on tegelikult palju üldisema laadiga, haarates kõiki vaadeldud teste ja hindamisvahendeid, ja seisneb nimelt selles, et see suhte test lakkab kehtimast "oht-ramate liikide" (täpsemalt maksimaalse võimaliku suhtes suure arvukusega liikide) puhul, mil Poisson' jaotus ise lakkab kehtimast. On näidatud, et nendes tingimustes on teoreetilise jaotuse binominaalne tüüp vastuvõetavam kui Poisson' oma. Binoomjaotus on alati regulaarsem kui sama keskmisega Poisson' jaotus (vt. tabel 5). Seega kui näidatakse, et maksimaalselt võimaliku tiheduse suhtes suure arvukusega liigi jaotumus on Poisson' jaotusega võrreldes agregeerunud, võib oletada, et see on agregeerunud ka tõelise juhusliku jaotumusega võrreldes. Tõelise juhusliku jaotuse saamise vahendite puudumisel<sup>35</sup> on võimatu öelda, kas Poisson' jaotusega võrreldult regulaarne<sup>36</sup> vaadeldud jaotumus on ka regulaarsem kui tõeline juhuslik jaotumus. Siiski ei esine see raskus kuigi sageli, kuna praktikas on looduslikud regulaarjaotumused haruldased.

Nagu dispersiooni ja keskmise suhte testki käitub Moore'i  $\phi$  test korrapäratult üksnes teatud tüüpi kõrvalekallete korral (Poisson' jaotusest) ja on nagu see test-

<sup>35</sup> Mõeldud on diskreetseid tunnuseid (arvukus, frekventsus); pidevate tunnuste (saagikus, kattevääratus jt.) puhul saadakse juhusliku jaotumuse mudel normaaljaotusest.-

<sup>36</sup> Näib, et selles lauses tuleks regulaarse asemel kasutada sõna "agregeerunud". - Tõlk.

ki enamasti mõjustatud mittejuhuslikkuse tavalisemast nähtusest - tühjade ruutude ebaõigest proportsioonist. Siiski kehtib Moore'i  $\emptyset$  test väiksema osa jaotumuste korral kui dispersiooni ja keskmise suhte test, ja selle põhimõtte-  
liseks vooruseks on vaid loendamise ja arvutamise kiirus.

Mittejuhuslikkuse paljudest mõõtudest tuginevad nii vaadeldud ja arvutatud (teoreetilise) arvukuse suhe ning Frackeri ja Brischle kui ka Whitfordi esitatud indeksid ainult tühjade ja hõivatud ruutude suhtelisele vahekorrale. Seega olenevad need üksnes ühest ühtesobimatususe aspektist, kuigi viimane on taimkattes sageli kõige olulisem. Nende seas on Whitfordi indeksil tõsine puudus, kuna sellel puudub fikseeritud teoreetiline (oodatav) väärtus, mistõttu on võimalik otseselt võrrelda üksnes kas sama arvukusega või sama frekventsusega liike. Näib, et pole ka põhjust Frackeri ja Brischle keerulisema valemi eelistamiseks vaadeldud ja teoreetilise arvukuse kergemini määratava suhte ees. Nende testiga saadud väärtuste erinevuste olulisuse hindamiseks kahe liigi või kahe prooviseeria vahel puuduvad sobivad vahendid, mistõttu tuleb liikide või erinevatel aladel sama liigi agregeerumise astme võrdlemisel kasutada küllalt suurt ettevaatuspiirkonda. Mittejuhuslikkuse mõõdu-  
na on dispersiooni ja keskmise suhe vähemalt nii tundlik kui ainult frekventsusele tuginevad mõõdud ja paljudel juhtudel isegi tundlikum. David'i ja Moore'i laiksuse indeksi muudetud kuju puhul on selle varieeruvus määra-

tav, ja seega saab hinnata ka mingi agregeerumise astme erinevuse olulisust. Seetõttu on see indeks mõõduvahendina üldiselt eelistatavam.

Arvestades huvi, mida tuntakse võimaluste vastu hinnata tihedust (arvukust), tuginedes vahemaadele punktist taimeni ja taimest taimeni, on loomulik, et on tehtud katseid rakendada sama lähenemisviisi mittejuhuslikkuse kindlakstegemisel (Skellam, 1952; Dice, 1952; Hopkins, 1954; Moore, 1954; Clark ja Evans, 1954 a; Thompson, 1956; Cottam jt., 1957; Pielou, 1959, 1962 a). On esitatud mitmesuguseid soovitusi, kuid peaaegu kõik tuginevad juhusliku punkti ja lähima indiviidi vahelise keskmise distantssi ja mingi indiviidi ning selle lähima naabri vahekauguste keskmise võrdsusele juhuslikes populatsioonides. Üheks erandiks on Moore'i soovitus jagada ala suvaliselt alljaotusteks ja võrrelda nendes lähima naabri kauguse varieeruvust, et hinnata arvukuse ühtlust kogu alal. Samuti hoidub arvukuse määramisest Dice (1952). Ta soovitab vaadelda taimeisendi ja selle lähima naabri vahekauguse ruutjuure jaotussagedust juhuslikult valitud isendite ümber igas ringikuuendikus. Saadav sageduskõver on normaalne juhusliku jaotumuse puhul, kallutatud paremale (negatiivselt asümmeetriline) regulaar- ja vasakule agregatsioonjaotumuse puhul. Clark ja Evans (1954 a) võrdlevad tiheduse alusel lähima naabri keskmist kaugust oodatavaga. Thompson (1956) laiendas seda võrdlust  $n$ -da naabri keskmisele kaugusele. Pielou (1962 a) vaatles üksnes lä-



hima naabri minimaalse kauguse jaotust, et teha kindlaks konkurentsist tulenevat regulaarsust suure tihedusega laidudes. Pielou (1959) võrdles keskmist kaugust juhuslikust punktist lähima isendini vastava tiheduse alusel oodatava vahekaugusega. (Mountford (1961) märkis, et Pielou menetlus jätab arvestamata proovivalikust tuleneva tiheduse hinnangute varieeruvuse.) Skellami (1952) protseduur toetub samuti tuntud tihedusele. See on praktika seisukohalt oluline ebavoorus, kuna vahekauguste mõõtmine on suurima väärtusega just juhtudel, mil arvukuse (tiheduse) leidmine indiviidide loendamise teel on kõige raskem. Vastupidiselt soovitasid nii Moore (1954) kui Hopkins (1954) tiheduse hindamisel kasutada hoopis punkti ja lähima indiviidi vahekaugust. Hopkins kasutab agregatsioonindeksina juhusliku punkti ja sellele kõige lähema indiviidi keskmise vahekauguse (P) ruutu indiviidi ja selle lähima naaberisendi keskmise vahekauguse (I) ruudusse, s.o. juhul, kui on sooritatud sama arv mõõtmisi indiviidide paaride ning punktide ja indiviidide vahel:

$$A = \frac{\sum P^2}{\sum I^2} .$$

Koefitsiendi väärtus on üks juhusliku, suurem kui üks agregatsioon- ja vähem kui üks regulaarjaotumuse puhul ja selle kõrvalekallet ühest hinnatakse järgneval viisil (olulisuse testi abil). Parameetri  $x = \frac{A}{1 + A}$  keskmine väärtus on juhusliku jaotumuse korral 0.5, dispersiooni-

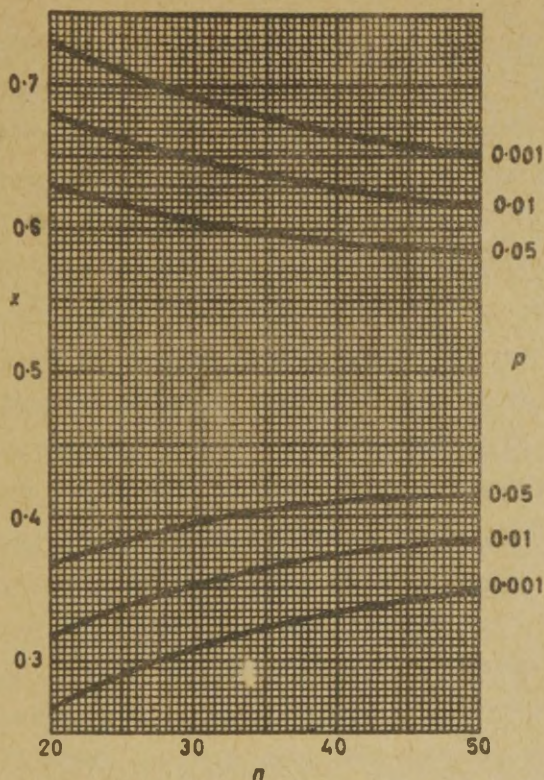
ga  $\frac{1}{4(2n+1)}$  ( $n$  on vaatluspaaride arv), ja jaotus läheneb kiiresti normaalsele  $n$  suurenedes. Kui  $n$  on suurem kui 50, võib suurust  $(x - 0,5)$  käsitleda kui normaal-derivaati keskmisega null ja standardveaga  $\frac{1}{2\sqrt{(2n+1)}}$ , s.o. avaldist  $2(x - 0,5) \cdot \sqrt{(2n+1)}$  võib võrrelda normaal-integraali standardtabeliga<sup>37</sup>. Kui  $n$  on väiksem kui 50, tuleb võrdlus sooritada mittetäieliku beetafunktsiooni tabelites (Pearson, 1934). Hopkins toob diagrammi (joon. 12), mis annab 5, 1 ja 0,1 %-le ja  $n = 20$  kuni 50 vastavad  $x$  väärtused. Siin on üks praktilise tähtsusega asjaolu. Sageli on juhuslike indiviidide paaride valimise ainsaks kasutatavaks meetodiks võtta juhuslikule punktile lähim isend ja mõõta vahemaa sellest tema lähima naabrini. Nagu näitasid Cottam ja Curtis (1956), annab see mittejuhusliku proovi ja tõesest väärtusest suurema keskmise vahekauguse. Seega võivad oodatavad  $A$  väärtused olla ka väiksemad kui üks ja regulaarjaotumuse üle otsustamisel tuleb kasutada ettevaatuspiirkonda.

Cottam jt. (1957) püüdsid interpreteerida vahekauguse mõõtmistest tuletatud mittejuhuslikkuse näitajate tähendust. Nad märgivad, et vaadeldes taimeisendite grupeerumise lihtsaimat, nende eraldi laikudesse koon-  
<sup>37</sup> Teatud puhkudel on sobivamad avaldiste järgmised kujud

$$x = \left( \frac{A}{1+A} \right) = \frac{\sum p^2}{\sum I^2 + \sum p^2} \quad \text{ja}$$

$$2(x - 0,5) \sqrt{(2n+1)} = \frac{\sum p^2 - \sum I^2}{\sum p^2 + \sum I^2} \cdot \sqrt{(2n+1)}. \text{ -Tõlk.}$$





Joon. 12. Hopkinsi meetod mittejuhuslikkuse kindlakstege-  
miseks, tuginedes vahekaugustele punktist taime-  
ni ja taimest taimeni. Nomogrammilt leiame töö-  
näosuse  $P$  selleks, et  $n$  vaatluse keskmine üle-  
tab arvutatud keskmise (Hopkins, 1954, aja-  
kirjast "Annales of Botany", London).



dumise juhtu, saab agreggeerumist kirjeldada kolme muutuja-  
ga - laigu "keskmine pind" (populatsioon kogupind jagatud  
laikude arvuga), keskmise laigu pind (planimeetriga saa-  
dud väärtuste keskmine) ja laigusisene ühe isendi keskmis-  
ne pind (laigu pinna ja selles leiduvate isendite arvu ja-  
gatise keskmine). Kui kindla indiviidide arvu puhul kind-  
lal pinnal on kaks neist muutujaist teada, saab kolman-  
dat määrata. Vahekaugus taimest taimeni on määratletud  
laigusisese pinnaga. Sõltuvus laigusisestest pinnast pii-  
ritlebki vahekaugustel taimest taimeni baseeruvate näita-  
jate väärtuse. Sellised näitajad peegeldavad küll laiku-  
de iseloomu, eeskätt nende olemevust taime paljunemis-  
viisist, mis on üldiselt ilmne juba esimesel pilgul, kuid  
vaevalt, et ka laikude eneste jaotumusviisi, mis on bio-  
loogi seisukohalt palju huvipakkuvam. Indeks, mis tugi-  
neb vahekaugustele punktist taimeni, on mõjustatud ka  
laikude jaotumusviisist, nagu järeldas Pielou (1959), ja  
on sedavõrd vastuvõetavam.

Clark ja Evans (1954 b) näitasid, et juhusliku jaotu-  
muse puhul on taimeindiviidil kindel teoreetilise sage-  
dus olla lähimaks naabriks 0-le, 1-le või üheaegselt 2,  
3, 4 ja 5 teisele isendile. Olemasolevate isendite jaot-  
tust nendesse klassidesse mõjustab mittejuhuslikkus üks-  
nes tingimusel, et tegemist on indiviidide-vaheliste ot-  
seste mõjutustega. Clark (1956) tuletas juhuslikule po-  
pulatsioonile osade suurused isendite koguarvust, mille  
puhul n-da lähima naabri positsioon on vastastikune, s.o.

kumbki isendite paarist on teisele n-s lähim naaber. Nende, juhuslikkuse alusel oodatavate proportsioonidega saab võrrelda vaadeldud jaotumusi. Andmete kogumisega kaasneva töökulu tõttu ei näi nendel lähenemistel olevat eriti suurt praktilist väärtust. Bray (1962) soovitas teistsugust, mõõdetud vahekaugusest ja mõnesugusest tiheduse hinnangust sõltumatut lähenemist. Kui igas proovipunktis protokollitakse n isendit, langeb liikide juhusliku jaotumuse korral punktide arv, milles leidus 0, 1, 2, ... n teatava liigi isendit, kokku binoomjaotusega, mille p võrdub selle liigi isendite osaga protokollitud isendite koguarvust. Vaadeldud jaotuse võrdlemiseks binoomjaotusega võib kasutada  $\chi^2$ -testi.

Senini käsitletud juhuslikkusest kõrvalekaldumise kindlakstegemise ja mõõtmise meetodid on rakendatavad ainult diskreetsete, eristatavate isenditena esinevate liikide või selliste liikide puhul, millel on teistsugused loendatavad ühikud, näiteks rosetid või võsud. Viimased annavad tavaliselt selge agregeerumise tänu üksteise lähedal esinevale, samast indiviidist pärinevale suurele arvule võsudele, ja seda agregeerumist on raske eristada mõnesugusest indiviidide eneste mittejuhuslikkusest. Paljude liikide korral on isegi võsude ja rosettide loendamine võimatu, näiteks mitmesugustel roomavatel, juurduvate võsunditega rohttaimedel. Paljudes kooslustes on sellepärast nende võtete abil võimatu analüüsida kõigi või isegi enamiku esinevate liikide jaotumust.

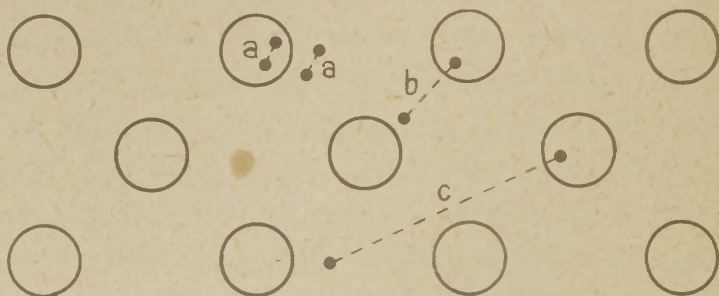
Mitteloendatavad liigid, mida on ohtrasti, on mõõdetavad katvuse abil. Kui taimkattele, milles katvuse jaotumus on juhuslik, asetatakse kindlal viisil ühendatud proovipunktide seeria, näiteks katvuse hindamiseks tavaliselt kasutatav kümne vardaga raam, on  $n$  punktiga seerias tõenäosus liigi esinemiseks  $0, 1, 2, 3, \dots, n$  punktis väljendatav binoomreaga  $(p + q)^n$ , kus  $p$  on vaadeldava liigi keskmine katvus ja  $q = 1 - p$ . Kui katvus on jaotunud agregeerunult, s.o. esinevad laigud, milles katvus on suurem kui kogu pinna keskmine, peaks olema enamuses punktiseeriastest hõivatud kas suur arv punkte või siis üks või mitte ükski punkt. Vastupidi, kui katvus on jaotunud ühtlasemalt kui juhuslik, peaks esinema suur arv punktiseeriaid, milles on hõivatud keskmiselähedane arv punkte.

Seoses katvusega tuleks agregatiivset ja regulaarset jaotumust käsitleda võib-olla seostatumalt. Lähenedes jaotumusviisile arvukuse abil, analüüsime isendite esinemist punktis. See pole aga eriti täpne, kuna Poisson' jaotus kehtib juhusliku jaotumuse puhul vaid teatud piirides ja me oleme sunnitud sisse tooma suhtelise tiheduse (arvukuse) mõiste (osana maksimaalsest võimalikust). Katvuse käsitlemisel pole selline lihtsustatus võimalik. Vaatleme prooviühikuna esiteks teatud vahekaugusega punktide paari. Katvuse vähim ühik on leht või võrse pikkus. Kui vahekaugus punktide vahel on väiksem kui lehe keskmine suurus, puudutavad lehte tavaliselt kas mõlemad punk-



tid või mitte kumbki, ja andmed ilmutavad, võrreldes teoreetilise juhuslikuga jaotusega, agregeerumist. Kui lehed ise on jaotunud ühetaoliselt (vrd. näiteks ringe joonisel 13) ja kahe punkti vahekaugus on umbes niisama suur kui keskmine lehtedevaheline kaugus, kaldub liigne arv punkti-paaridest langema ühe punktiga lehele, teisega kahe naaberlehe vahemikku; s.o. ilmneb regulaarjaotumus. Kui punktide vahekaugus punktipaaris on eelmisest väga palju suurem, liginevad vaatlusandmed juhuslikule jaotumusele. Tegelikuses me ilmselt ei kasuta punktide nii väikest vahemaad kui umbkaudu lehtede suurus, kuid samad kaalutlused, mis üksikute lehtede puhul, kehtivad ka liigi indiviidide või laikude leviku kohta (välja arvatud asjaolu, et olenevus punktide vahekaugusest ei avaldu nii selgesti, sest tavaliselt pole ühe isendi piirides tegemist pideva katvusega). Selle kitsaskoha vältimiseks võib suurendada punktide arvu seerias, andes äärmiste punktide vahelisele kaugusele samasuguse suhte katvuse jaotumusse kui kahe punkti vahekaugus ülalkäsitletud hüpoteetilisel juhul. Neist kaalutlustest on ilmne, et saadavad viited mittejuhuslikkusele olenevad, nagu tiheduse andmete puhulgi, kasutatud prooviühiku suurusest.

Erineva hõivatud punktide arvuga seeriaste vahekordi võib võrrelda sama keskmisega binoomjaotusega  $\chi^2$  kokkulangevuse testil (samuti nagu arvukuse andmeid Poisson' jaotusega). Näiteks kortslehe (Alchemilla vulgaris) kogumikus sooritati 100 vaatlust 15 cm küljega ruudu nurkades



Joon. 13. Proovipunktide paigutuse mõju katvuse mittejuhuslikkuse näitajatele. Proovipunktide paari vahekaugused, mis põhjustavad viited a) agregatiivsele, b) regulaarsele ja c) juhuslikule jaotumusele (vt. teksti).

paiknevast 4-st punktist koosneva vardaraamiga. Keskmine katvus oli 14,75 % ja vastavalt 0, 1, 2, 3 ja 4 hõivatud punktiga raamide vaadeldud arv ning avaldise  $(0,8525 + 0,1475)^4$  alusel oodatavad sagedused on järgmised:

Hõivatud punktide arv	Vaadeldud sagedus (raamide arv)	Teoreetiline sagedus (raamide arv)
0	64	52,82
1	20	36,56
2	10	9,49
3	5	1,09
4	1	0,05

Pärast 2,3 ja 4 hõivatud punktiga raamide sageduste ühendamist on  $\chi^2 = 12.58$  vabadusastmega 1 ja tõenäosusega vähem kui 0,1 %, viidates kõrvalekaldele juhuslikkusest.

Võib rakendada ka arvukuse andmete puhul kasutatud dispersiooni ja keskmise suhtega sarnast testi. Binoomrea  $(p + q)^n$  dispersioon on  $npq$  ja selle dispersiooni proovivalikuline dispersioon on

$$\frac{2 (npq)^2}{N - 1} + \frac{npq (1 - 6 pq)}{N},$$

kus N on proovide arv (Fisher, 1941, § 18). Seega saab vaatlusandmete dispersiooni võrrelda oodatava teoreetiliselega. Käsitletud näite puhul

$$Sx = 59; \quad Sx^2 = 121, \quad S(x - \bar{x})^2 = 121 - \frac{59^2}{100} = 86,19 \text{ ja}$$

$$\text{dispersioon} = \frac{86,19}{99} = 0,8706.$$

Teoreetiline dispersioon on

$$npq = 4 \times 0,1475 \times 0,8525 = 0,5029.$$

Erinevus vaadeldud ja teoreetilise dispersiooni vahel on 0,3047. Dispersiooni proovivalikuline dispersioon:

$$\frac{2 \times 0,5029^2}{99} + \frac{0,5029 (1 - 0,7544)}{100} = 0,006345.$$

$$\text{Dispersiooni standardviga: } \sqrt{0,006345} = 0,07966.$$

Erinevuse suhe selle standardveasse

$$\frac{0,3047}{0,07966} = 3,83$$



tõenäosusega (normaalintegraali tabelitest) umbes 0,01 %. Teine võimalus, nagu Poisson' jaotuse puhulgi, on võrrelda dispersiooniindeksit  $\chi^2$ -tabelis. Binoomjaotusele vastuvõetav dispersiooniindeksi kuju on

$$\frac{S(x-\bar{x})^2}{\bar{x} q} = \frac{S(x-\bar{x})^2}{npq}.$$

Käsitletud näite puhul on see  $\frac{86,19}{0,5029} = 171,39$ , vabadusastmete arvuga 99 ja tõenäosusega vähem kui 0,01 %.

Sarnaselt vaadeldud ja arvutatud arvukuse suhtega tiheduse andmete puhul on kasulikuks juhuslikkusest kõrvalkalde ligikaudseks mõõduks vaadeldud katvuse suhe frekventsuse alusel arvutatud katvusesse (protsentosa raamidest, kus vähemalt üks punkt on hõivatud). Mitte ühegi hõivatud punktiga raamide oodatav osa on  $n$  punktiga raamide puhul

$$(1 - p)^n.$$

Siit frekventsus  $F = 100 - 100 (1-p)^n$ , ja sellest on minigile antud frekventsusele vastav katvus kergesti arvutatav. Käesoleval juhul on vaadeldud frekventsus 36 % ja  $100 (1-p)^4 = 64$ , millest  $p = 0,1056$  ning vaadeldud ja arvutatud katvuse suhe

$$\frac{0,1475}{0,1056} = 1,40.$$

Väga madala keskmise katvuse korral saab esineda üksnes piiratud arv hõivatud punktide võimalikke jaotusi. Näiteks on 100 proovi, 4 punkti ja 1-protsendilise kesk-

mise katvuse korral võimalikud ainult viis varianti.<sup>38</sup> Nendes tingimustes kaotab pidevatele jaotustele tuginevate testide kasutamine oma väärtuse. (Samad kaalutlused keh-  
tivad, kui protsentuaalne katvus ligineb 100 %-le, kuid see on praktikas ebatõenäoline.) Raskus on ilmselt väl-  
ditav prooviühiku suurendamisega, kuid see võib osutuda ebapraktiliseks. Teine võimalus on asendada proovipunk-  
tid sobiva suurusega ruutudega, registreerides üksnes  
vaadeldava liigi esinemise või puudumise. Enamikul juhtu-  
del on lihtsaimaks meetodiks kasutada prooviühikuna kül-  
nevate ruutude gruppi. Sel teel saadakse kõrgem keskmine  
frekventsus kui keskmine katvus, ja kuna andmeid võib  
käsitleda täpselt samasugusel viisil kui punktide puhul-  
gi, võimaldab sobiv ruudusuurus hinnata mittejuhuslik-  
kust ka liikidel, mis on liiga pillatud katvuse abil hin-  
damiseks.

Teistsugust frekventsusele tuginevat lähenemist on  
soovitatud Jones'i (1956) poolt. Kui teatud arv ruute  
on paigutatud kas malelauakujuiliselt või ühele joonele,  
võib teha kindlaks liiki sisaldavate naaberruutude või  
diagonaalruutude esinemissageduse. Kui liigi agregee-  
rumise skaala on suurem kui kasutatud ruudu suurus,  
kaldub liik esinema külgnevates ruutudes sagedamini kui  
juhu, kui jaotumus oleks juhuslik. Kui kõrvalekalle ju-

---

<sup>38</sup> Hõivatud punktid (neid on antud tingimustes kokku  
neli) saavad paikneda ühekaupa neljas (1, 1, 1, 1),  
kuni (2, 1, 1; 2, 2; 3, 1) neljakaupa ühes (4) var-  
daraamis. - Tõlk.

huslikkusest on nii väikeseastmeline, et väljenduv laiksus sisaldub ühes ruudus, pole see kindlakstehtav. Teiselt poolt võib laialt levinud ja ohtra liigi frekventsus kasutatud ruudusuuruse puhul olla nii kõrge, et kõrvalekalle juhuslikkusest pole määratletav, ehkki see on selgesti väljendatav arvukuse analüüsil. Valemid külgnevate paaride või diagonaalruutude oodatava arvu leidmiseks erinevates tingimustes koos juhistega varieeruvuste leidmiseks on antud Krishna Iyer'i poolt (1948, 1950)\*. Erinevusi külgnevate ruutude või diagonaalruutude vaadeldud ja teoreetilise arvu vahel, jagatuna erinevuse standardhälvetega, hinnatakse normaaljaotuskõvera tabelites.

Käesoleva peatüki avalõikudes põhjendati, et mingisuguse juhuslikkusest kõrvalekalde bioloogiline tähtsus seisneb selles, et see näitab, et üks või vähesed tegurid etendavad taime vitaalsuse määramisel otsesõnuva teguri osa. Juhuslikkusest kõrvalekaldumine kui selline ei paku seega eriti suurt huvi; tema tähtsus seisneb indiviidide püsimist ja elujõudu määravate tegurite kättejohatamises. On tehtud palju katseid mittejuhuslikkuse üldistatud interpreteerimiseks.

Kõige üldkasutatavamad on valemid ühel joonel paiknevatele ruutudele "sõltuvate proovide" tingimustes, s.o. kasutatades vaadeldud frekventsusi teoreetiliste väärtuste arvutamiseks. Ruudupaaride teoreetiline arv (kas liigi esinemisega või puudumisega mõlemas naaberruudus) on

$$\frac{2n_1n_2}{m} \text{ ja selle varieeruvus } \frac{2n_1n_2(2n_1n_2-m)}{m^2(m-1)}, \text{ kus } n_1 \text{ ja } n_2$$

on ruutude arv, mis üheaegselt vastavalt sisaldavad või ei sisalda vaadeldavat liiki ja  $m = n_1 + n_2$  on ruutude koguarv transektil.



seks. Sageli on märgitud, et vaadeldud andmete ja juhuslikkuse alusel oodatava vahelise lahkumineku kõige tavalisemaks allikaks on tühjade ruutude ülemäärane arv, millega kaasneb keskmist ületav varieeruvus (dispersioon). David ja Moore (1954) selgitavad: "Student <sup>39</sup> (1919) märgib, et põhjus, miks Poisson' rida ei lange väliandmetega kokku, on tavaliselt selles, et varieeruvus on suurem kui keskmine, ja senini on selle kokkusobimatuse seletamiseks esitatud kaks mehhanismi. Esimene mehhanism eeldab, et Poisson' parameeter  $\lambda$  varieerub ülepinnaaliselt. Teise mehhanismi puhul vaadeldakse Poisson' parameetrit konstantsena, kusjuures vaatluste seas esineb mõnesuguse kujuga sõltuvus, mõiste, mida Polya (1930) nimetas "nakatavuseks"... Feller (1943) näitas, miks nende kahe mehhanismi eristamine mingi vaatlusseeria andmete alusel on võimatu\*, ja tõenäoliselt seisneb tegel k seos kahe mehhanismi koosmõjus ja see võib väga hästi olla iga liigi puhul erisugune."

On ilmne, et looduslikus taimkattes toimivad mõlemad Poisson' hüpoteesi mõjustavad mehhanismid ja viimati tsiteeritu on kindlasti üks põhiväiteid. Vegetatiivne paljunemine ja paljude liikide puhul ka seemneline levik viivad teise mehhanismi mõju juurde. Iga välikogemustega botaanik on teadlik taimekoosluse-siseseest loomulikest (punktist punktini) varieerumisest sellises skaalas ja

<sup>39</sup> Pseudonüüm, mida kasutas W. Grosset. - Tõlk.

\* Täpsemalt, Feller näitas, et see pole võimalik vaadeldud ülepinnaalise frekventsuse jaotuse alusel.

astmel, et see on ilmne juba üksnes kvalitatiivsete kriteeriumide rakendamisel. Watt (1947) näitas, et sellise varieeruvuse mõningaid juhte saab seletada taimkatte liigilises koosseisus esinevate tsükliliste muutustega, mis on määratud otseselt isendilise muutuvusega seoses vanusega, või kaudselt, eri liikide reageerimisega nende vahetule ümbrusele. Teistel juhtudel on varieeruvus olenev erinevustest mullas, topograafias või muudes kasvukohatingimustes, varieerudes skaala ulatuses, alates taimkatte korrelatsioonist mullatüüpide kateenaga<sup>40</sup> kuni erinevusteni niidutaimkatte liigilises koosseisus harja ja vao vahel endisel künnimaal. Kasvukohatingimuste ilmsete muutustega korreleeruvad suured erinevused, kuid on selge, et esineb ka samasuguseid väiksemaskaalalisi erinevusi, mis väljenduvad eeskätt liigi ohtruses ja on kindlakstehtavad üksnes kvantitatiivsetel meetoditel.

Vaatamata hulgalistele tõendustele, et Poisson' hüpoteesist kõrvalekaldumise põhjustamisel toimivad nähtavasti mõlemad mehhanismid, nagu märkis Clapham (1932), on väga laialdast tähelepanu koondatud paljunemisviisi oletavatele tagajärgedele. Katsed seletada kogu mittejuhuslikkust ainult sellel alusel on määratud läbikukkumisele. Sellest hoolimata on mõtet käsitleda paljusid soovitatud jaotusi ja kaalutleda nende vastavust juhul, kui puudub varieeruvus punktist punktini (loomulik varieeruvus).

<sup>40</sup> Kateena (catena) tähistab mullaerimite sujuvate üleminekutega rida sarnaselt taimkatte kontiinumiga. - Tõlk.

1. Archibald (1948) võrdles rannaniidu liikide andmeid Neymani nakatusjaotusega ja sai küllaltki hea kokkulangevuse liikide puhul, mis ei sobinud Poisson' jaotusega. Teiselt poolt leidsid Fracker ja Brischle (1944), et Neymani jaotus ei sobinud kahe metsas kasvava sõstraliigi andmetega ja tõlgendasid, et tegemist oli juhuslike esialgsete asukate ja nakatuslikult jaotunud hilisemate generatsioonide seguga. Uurides hiljuti väljahautud ja munakogumikest eemalduvaid putukavastseid, oletas Neyman (1939) juhusliku vastsete arvuga laikude juhuslikku jaotumust ja teatud kaugust, milleni vastsed võivad jõuda (s.o. teatavat suvalist laigu maksimaalset suurust). Tema jaotus on määratud kahe parameetriga, neist üks on proportsionaalne laikude keskmise arvuga pinnaühikul ja teine keskmise loendamisühikute arvuga laigul.

2. Archibald (1950) võrdles paljusid mõnest kooslusest (ilmselt põhiliselt ranna- ja lubjarikastelt niitudelt) pärinevaid liike Thomas'i (Thomas Double Poisson) jaotusega (Thomas, 1949) ja leidis jällegi, et paljud liigid sobivad sellega hästi. See jaotus põhineb samasugustel oletustel kui Neymani jaotus, eeldades juhusliku jaotumusega lai-ke ja sellele lisaks ka juhuslikku ühikute arvu laigus.

Barnes ja Stanbury (1951) leidsid, et andmed kaoliini-karjääride lahtikaevatud pinnase esialgse asustamise kohta sobisid nii Neymani kui Thomas'i jaotustega. (Selgituse asjaolule, et kaks jaotust langevad võrdselt hästi kokku ruutude andmetega, on andnud Pielou, 1957). Teiselt poolt lei-



dis Thomson (1952), et ainult üks kolmest uuritud liigist söötis põllu koosluses oli sobitativ ühega kahest jaotusest.

Evans (1953) analüüsis Archibald'i ning Barnes'i ja Stanbury andmeid detailsemalt ja järeldas, et Neymani jaotus annab rahuldava kokkulangevuse.

3. Robinson (1954) soovitas kasutada negatiivset binoomjaotust. Kui grupid paigutuvad juhuslikult ja arvukus grupi kohta järgib logaritmjaotust, väljendub indiviidide lõplik arv ruudus negatiivse binoomjaotusega. Robinson kasutas selle jaotusega võrdlemiseks Steigeri (1930) andmeid preeriataimkatte kohta ja sai hea kooskõla.<sup>41</sup> Evans (1953) leidis siiski, et kokkulangevus negatiivse binoomjaotusega pole rahuldav. Õnnetuseks on Steigeri andmed vaevalt kohaseks materjaliks jaotumusviisi hindamisel. Curtise (1955) väite kohaselt valis Steiger teadlikult oma ruutude asukoha selliselt, et hõivata nii suurt tiheduse väärtuste ulatuvust kui võimalik, mille tõttu neid ei saa antud eesmärgi puhul vaadelda veatute proovidena.

On soovitatud paljusid teisi sarnast tüüpi jaotusi, kuid nähtavasti ühtki neist pole võrreldud väliandmetega.

Neyman'i ja Thomas'i jaotused baseeruvad niivõrd sarnastel eeldustel, et neid võib vaadelda koos. Isegi kui tun-

---

<sup>41</sup> Analüüsides oma üsna ulatuslikke vaatlusandmeid umbrohtude kohta, leiab Rasinš (1965), et negatiivne binoomjaotus annab paljude liikide puhul väga hea kokkulangevuse, mistõttu ta peab just seda jaotustüüpi üheks tähtsamaks bioloogilises uurimistöös. - Tõlk.

nistada õigeks esmane oletus, et mittejuhuslikkuse peamiseks tingijaks on paljunemise iseloom, ei vabane nende jaotuste rakendamisel tehtavad oletused vastulausetest, mida on hästi sõnastanud Goodall (1952): "Mõlema puhul jääb võimalus vastuväitmiseks, sest iga vaadeldava grupi ulatuvus on piiratud - ühel juhul suvaliselt, teisel juhul vaatlusruuduga. Palju loomulikum oleks oletus, et mingi taime leidmise tõenäosus väheneb mõnesuguse pideva funktsioonina võrdeliselt kaugusega grupi keskpunktist, kuhu taim kuulub, nii et võsundite arv oleks kaugusega emataimest seotud võib-olla pöörd-ruutsõltuvusega." Järgmiseks kitsaskohaks on vähimagi reaalse tõestuse puudumine, et individide arv laigu kohta jaotuks juhuslikult. Kus liik paljuneb vegetatiivselt, ei saa see enamasti tõenäone olla, kui võrd morfoloogia uurimine viitab paljudel juhtudel tendentsile anda konstantne arv "tütartaimi" indiviidi kohta aastas. Emba-kumba jaotuse hea kokkulangemine vaadeldud jaotusega võimaldab teise parameetri kaudu hinnata isendite arvu laigul. See pakub teatud sisulist huvi, kuid sellest on vähe kasu koosluse liikide omavaheliste bioloogiliste kui ka liikide ning kasvukohategurite vaheliste suhete lahkamisel.

Ka negatiivse binoomi kasutamine tugineb tõestamata oletusele laikude iseloomu kohta. Jaotus on määratud keskmise arvukusega ruudus ja eksponendiga, mis oleneb keskmisest paljunemisastmest. Ja jällegi on teise para-

meetri hinnangu väärtus kahtlane. Robinson väidab teoreetilistel alustel, et eksponendi väärtus peaks olema keskkonnatingimustest sõltumatu ja seega konstantne samale liigile erinevates kooslustes. Seejuures tugineb ta Steigeri andmetele. Pole selge, miks paljunemise iseloom peaks erinevates tingimustes jääma samaks. Tõepoolest, üldtõed taimedest looduses lubaksid oletada, et see pole nii. Antud käsitluses saab juba vaadeldud põhjustel Steigeri andmeile omistada üksnes väikest kaalu. Edasi, väidet eksponendi ühestainsast väärtusest mingi antud liigi puhul ei toeta Pidgeon'i ja Ashby (1940) poolt esitatud tõestus, et liik võib olla jaotunud juhuslikult ühel ja märgatavalt agregeerunult teisel alal.

Paljude soovitatud jaotuste võrdlemisel tuleb meele pidada, et selliste teoreetiliste jaotuste võimalik arv on nii suur, et andmete rahuldavat kokkulangevust ühega neist saab vaevalt käsitleda jaotuse sobivuse tõendina, kui seejuures puudub range ja sõltumatu bioloogiline alus selle jaotusega seotud eelduste paikapidavusele.

Loomuliku (punktist punktini) varieeruvuse tähtsust rõhutab fakt, et rahuldavat kokkulangevust Neymani ja Thomas'i jaotusega on saadud ainult tingimustes, kus selline varieeruvus on viidud miinimumini. Archibaldi andmed pärinevad 100-lt või 500-lt külgsnevalt ruudult a 20 cm<sup>2</sup>, nii et isegi 500 proovi puhul oli kogu proovipind ainult üks ruutmeeter, mis on küllalt väike enamiku, kui mitte kogu esinenud loomuliku varieeruvuse vältimiseks, eriti uuritud



soiste ranna- ja lubjarikaste niitude suhteliselt ühtlastel kasvukohtadel. Barnes ja Stanbury töötasid teadlikult erandlikult ühtlasel kasvukohal (endistes, kunstlike tammide tahta settima jäetud kaoliini kaevandamispaikades) ja olid huvitatud vee ja tuule abil levivate taimede suktsessioonide varastest staadiumidest.

Ainus matemaatiline lähenemine mittejuhuslikkusele, mis baseerub esimesel mehhanismil, mis eeldab Poisson' parameetri ülepinnalist ehk loomulikku varieeruvust, näib olevat Stevensi (1937 ja Ashby, 1935) töös. Ta tuletas valemi tühjade allruutude arvu leidmiseks ruudus, mis on jaotatud  $n$  väiksemaks ruuduks ja sisaldab  $s$  juhuslikult jaotunud indiviidi (vt. ülal mittejuhuslikkuse testid, punkt 4):

$$E = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^s.$$

Kui jaotumus pole juhuslik, soovitab ta teisendust

$$E = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^s \left[1 + s(s-1)c\right],$$

kus  $c$  arvutatakse eesmärgiga anda andmeile parimat kokkulangevust. Seega on  $c$  Poisson' parameetri ülepinnalise varieeruvuse mõõduks. Seda on rakendatud Salicornia europaea laikudele rannaniitudel Ashby (1935) ja umbrohu liigile Bonnaya brachiata India jäätmaadel Singh'i ja Das'i (1938) poolt. Kummalgi juhul ei tehtud katseid kokkulangevuse hindamiseks parandatud  $E$  valemiga, kuid mõlemal korral on ilmne, et see kirjeldaks suure osa juhus-

likkusest kõrvalekaldest. Kuigi see lähenemine tugineb loomulikule varieeruvusele, kasutati selle katsetamise mõlemal juhul nii väikest prooviruudu suurust, et paljunemisviisist tingitud laikude suurusjärgu tõttu sai kindlaks teha nähtavasti üksnes väikeseskaalalist heterogeensust. Teiste sõnadega, kuigi eeldati esimese mehhanismi (loomuliku varieeruvuse) olemasolu, uuriti faktiliselt teist mehhanismi (paljunemisviisi). Felleri (1943) järeldus, et on võimatu eristada kahe mehhanismi mõju, leiab veelkordset kinnitust. Teoreetiliselt pole ju põhjust, miks prooviruut ei võiks olla võetud väga palju suurem, et hõivata loomulikku varieeruvust, kuid siis, välja arvatud väga madala arvukusega liigid, peaks selles prooviruudus olema väga suur arv allruute, et saada tühjade ruutude küllaldast osatähtsust, ja vajalikes ruutude arvus leiduvate isendite loendamine oleks ebapraktiline. Üheks tõkkeks on ka asjaolu, et see meetod kehtib ainult siis, kui  $c$  on väiksem kui mingi isendi esinemise keskmine tõenäosus. Lõpuks on ka  $c$  väärtust kas taime või kasvukoha suhtes raske tõlgendada.

Erickson ja Stehn (1945) soovitasid jagada antud kasvukoha kahte ossa, üks neist liigile sobiv ja teine kas ebasobiv või vähemalt liigi poolt hõivamata. Vaatlusandmed võiks siis jagada kahte seeriasse, ühes seerias sobivalt ja teises ebasobivalt kasvukohalt pärinevad andmed. Sellise jagamise saavutamiseks paigutasid nad graafiliselt log ( $x! y$ ) ühele ja  $x$  teisele teljele (kusjuures  $y$  on  $x$  isen-

dit sisaldavate ruutude arv). Sellisel teel väljendatud Poisson' jaotuse graafik annab sirge

$$\log(x! y) = \log(Ne^{-m}) + x \log m,$$

mis tuleneb võrrandist  $y = (Ne^{-m} m^x) / x!$  ruutude arvuga  $N$  ja keskmisega  $m$ . Nad võrdlesid visuaalselt selle sirge kokkulangevust kõrgematele  $x$  väärtustele vastavate punktidega ning tuletasid sellest liigile ökoloogiliselt sobivasse prooviala osas kuuluvate ruutude arvu ja keskmise tiheduse nendes. Seejärel saadi lahkuminekute (sirgest) alusel ebasoodsale prooviala osale omistatavate ruutude jaotus, ja enamikul juhtudel andis see hea kokkulangevuse Poisson' jaotusega. See lähenemine, mis on jäetud üldiselt kahe silma vahele, on reaalne, koondades tähelepanu Poisson' parameetri varieeruvusele. Lähenemise väärtus on siiski limiteeritud oletuse läbi, et Poisson' parameeter esitab pidevat muutujat, mis on enamikul juhtudel ebatõenäoline. See lähenemine muutub väärtusetuks, kui esineb paljunemisviisist tulenev laiksus.

A. Kemp ja C. Kemp (1956) on käsitlenud teoreetilist jaotust varrastega hinnatava katvuse korral. Järgides Robinsoni (1954) soovitusi, et teoreetilist katvust võib saada vastavalt beetajaotusele\*, tuletasid nad jaotuse, mis baseerub oletusel, et varda ja liigi puute tõenäosus on kons-

---

\* Määratud kahe parameetriga  $k$  ja  $m$ . Pinnaosa  $x$  esinemise tõenäosus mingis ruudus väljendub  $y = \frac{\Gamma(k+m+2)}{\Gamma(k+1)\Gamma(m+1)} x^k (1-x)^m$ .



tantne raami piires, kuid beetajaotusega raamide vahel. Saadud jaotust saab defineerida beetajaotuse keskmise ja dispersiooniga. Beetajaotuse dispersioon on raamidevahelise varieeruvuse, s.o. loomuliku (punktist punktini) varieeruvuse mõõduks. Nad said rahuldava kokkulangevuse Goodall'ilt (1952b) võetud andmetega. Veel kord võib asetada küsimuse alla lähetecltused. Beetajaotuse vastuvõetavuse kohta pole esitatud mingeid reaalseid tõendusi. Edasi on ebatõenäone, et varras-te tavalise paigutamise korral oleks raamisisene tõenäosus konstantne, kuigi seda vastuväidet saab välistada väiksema raami kasutamisega. Lõpuks on, nagu Stevensi lähenemise korralgi, teist parameetrit bioloogiliselt raske tõlgendada, ehkki see hindab loomulikku varieeruvust.

Tehes kokkuvõtte katsete tulemustest rakendada Poisson' või binoomjaotuse modifitseeringuid väliandmetes esinevate lahkuminekute arvessevõtmiseks, ilmneb, et need annavad kas vaidlusvabu väiteid (nimelt, et liik kaldub esinema mõneisendiliste tihedate laikudena), või siis jaotumuse määran-gu konstantide kaudu, milledele ei saa anda täpset bioloogilist tähendust. Näib, et uurijale, kes on teadlik suurest arvust muutujatest, mida kõiki ta peaks analüüsima, ent mis on mõeldav vaid kõige sobivamatel asjaoludel, on tulusam empiirilisem lähenemine, kuigi see on matemaatilise mõtle-misviisi seisukohalt paratamatult vastumeelne.

Paljudest senini toimetatud jaotumuse uurimustest koorub kaks järeldust: 1) liigid on suhteliselt harva jaotunud juhuslikult ja seda isegi väikesel ning ilmselt homogeenisel

pinnal, 2) agregeerumine on väga palju tavalisem kui regulaarjaotumus (Ashby, 1948). Regulaarjaotumuse haruldus on esimesel pilgul üllatav, kuna võiks arvata, et see tuleneb isenditevahelisest olelusvõitlusest. Teadete puudumist regulaarjaotumuste kohta võiks paljude uurijate puhul seletada võib-olla sellega, et nad valisid koosluses uurimiseks kõige kergemad, s.o. tavaliselt harvemad liigid. Siiski, Greig-Smith (1952 b) leidis Trinidadi metsakooslustes, vaa-deldes kõiki puuliike, üksnes väga nõrku viiteid regulaarjaotumusele isegi siis, kui eri liikide indiviidid grupeeriti suurusklassidesse. Samuti ei märgi regulaarjaotumuste esinemist Nigeeria metsades töötanud Jones (1956) . Kui gi tõendusi regulaarjaotumuste suhtelise harulduse kohta ei saa veel käsitleda lõplikena, oleme praegusel uurimisejärgul ilmselt õigustatud koondama tähelepanu agregatsioon-jaotumustele.

Kui jaotumus on agregeerunud, on indiviidide tegelik esinemine maapinnal, vaatamata agregeerumise täpsele iseloomule, kvalitatiivselt väljendades laiguline: on kas laigud, kus antud liik esineb, ja laigud, kus see puudub, või siis laigud, kus liik esineb ohtralt ja laigud, kus selle arvukus on väiksem. Asudes laiksuse põhjuste uurimisele, on soovitatav ja võib olla oluline informatsioon laikude suuruse kohta. Vähemalt lubaks see elimineerida tegureid, mis ei esita samaskaalalist laiksust kui võimalikud põhjusfaktorid. Isendite jaotumus võib olla keerukam kui kaht tüüpi laikude esinemine, näiteks võib mingi liik anda taimegrup-

pe, mis on kasvanud esialgu ühest isendist vegetatiivse paljunemise teel, kusjuures grupid ise on mõnes laigus arvukamad kui teistes. Teiste sõnadega: heterogeensus võib väljenduda üheaegselt mitmes erinevas skaalas ja on oluline kindlaks teha erinevate skaalade olemasolu ning nende liigilähedased dimensioonid.

Mõningaid viiteid heterogeensususe skaalale võib saada prooviühiku pinna suuruse muutmise teel (kasutades juba kirjeldatud teste), märkides ruudusuurused, millel viited mittejuhuslikkusele kaovad või vähenevad märgatavalt, kuid see on töömahukas ja tuim meetod. Vähemalt on see väikese praktilise väärtusega üldisest kasvukohatingimuste varieerumisest tingitud suureskaalaliste muutuste korral. Kui mittejuhuslikkus avaldub väga selgesti, võib regulaarne proovivalik (näiteks külgnevate ruutude võrk) ja järgnev isonoomide (s.o. võrdse arvukusega või muu näitajaga proove ühendavate joonte - Pidgeon ja Ashby, 1942) tähistamine plaanil olla küllaldased suhteliselt suureskaalalise heterogeensususe ilmestamisel. Greig-Smith (1952 a) on soovitanud lahutamisevõimelisemat regulaarsel proovivalikul baseeruvat meetodit. Kasutatakse külgnevate ruutude võrku, kus iga võrgukülje ühikute arv on kahe aste, näiteks 16 x 16, 32 x 64, loendades isendite arvu ruudus või võrguüksuses tavalisel viisil. Võrguüksuste-vahelist koguvarieeruvust saab tavalise dispersioonanalüüsi abil jaotada varieeruvusteks 2, 4, 8, 16 jne. võrguühikust koosnevates blokki-



des, kusjuures blokid on ruudukujulised kahe paarisarvulise ja piklikud paaritu arvulise astendaja korral. Jääkdispersioon esindab erinevust kaheühikuliste blokkide üksikute ühikute vahel või siis seda, mida saab nimetada erinevuseks "üheühikuliste blokkide" vahel. Kui jaotumus kogu proovialal on täpselt juhuslik, on dispersioon kõigis blokisuurustes sama ja võrdne isendite arvu keskmisega võrguühikutest, s.o. dispersiooni (varieeruvuse) ja keskmise suhe võrdub ühega, vaatamata kasutatud proovipinna suurusele. Kui jaotumus on agregeerunud, on teoreetiliselt oodatav (M.S. Bartlett, esitatud Greig-Smith, 1952 a) ja katseketaste tuntud jaotumuse alusel empiirilisel kindlaks tehtud, et dispersioon suureneb kuni blokisuuruse võrdsustumiseni laikude pinnaga. Kui laigud ise on juhusliku või agregeerunud jaotumusega, jääb dispersioon sellel tasemel püsima ka bloki suuruse kasvamisel. Kui laigud asetuvad regulaarselt, mis on möödapääsmatu juhul, kui on tegemist madala ja kõrge tihedusega alade võrdse esinemisega, siis väheneb dispersioon blokisuuruse edasisel suurendamisel. Kui on tegemist rohkem kui ühe heterogeensusskaalaga, siis kordub dispersiooni-kõvera käitumine kohtadel, kus blokisuurus saavutab vastava skaala. Sel viisil saadud võrguandmete dispersioonanalüüsi järel võrreldakse dispersiooni graafiliselt blokisuurusega, märkides järskude tõusude ja languste kohad.

Viimaste olulisuse hindamisega kaasnevad tõsised raskused. Meetodi esialgses kujus võrreldi suuremate blokisuuruste dispersiooni ühikblokisuuruse dispersiooniga F-testil.

Muudetud menetluse puhul võrreldakse samal viisil dispersioonikõvera naaberpunkte. Siiski, nagu märgib Bartlett (isiklik teade), pole F-test kehtiv niipea, kui on tõestatud mittejuhuslikkuse olemasolu. Thompson (1955, 1958) uuris probleemi ja näitas, et juhul kui püstitatakse mõnesugune uuritava koosluse mudel (matemaatilises mõttes), on võimalik arvutada igale blokisuurusele vastav teoreetiline dispersioon ja selle standardhälve. Kui vaadeldud dispersioonid ei kaldu teoreetilistest oluliselt kõrvale, võib mudelit käsitleda kui olemasoleva jaotumuse rahuldavat iseloomustust. Vajadus mudeli järele teeb selle tegelikult palju kõlblikuma testi enamikul juhtudest eapraktiliseks. Seetõttu oleme sunnitud hindama dispersioonikõvera järskude tõusude olulisust subjektiivselt, kasutades ikkagi F-testi, kuigi see on negatiivse väärtusega, hinnates oluliseks erinevusi, mis seda kindlasti pole. Praktikas on tõusude olulisuse hindamisele väga tõhusaks toeks nende järjekindlus analüüsiseeriates. Kui tõus korraldub samal positsioonil või ilmutab paljudes sarnastes kooslustes korrapärast nihet, saab tema väärtuses olla vähe kahtlust. Kershaw (1957 a) demonstreeris kunstlike koosluste ulatusliku analüüsi najal sellise subjektiivse hinnangu üldist paikapidavust. Üheühikulistest blokkide jääkdispersiooni võib tarviduse korral võrrelda keskmisega samal viisil kui juhuslike ruutude andmete korral (lk.84 vt. käesoleva peatüki algus). Nende suhte ja ühe erinevu-

se standardviga on  $\sqrt{\frac{2}{N}}$ , kus  $N$  on üheühikulistest blokkide vabadusastmete arv.

Erinevate analüüsiseeriade dispersioonigraafikute kasutamise kasutamist tõusude olulisuse üle otsustamisel on toetanud Thompson (1958). Ta märgib samuti, et mingile soovitud tõenäosustasemele vastavaid usalduspiire saab lihtsasti arvutada juhusliku jaotuse alusel. Kui jaotusel on ühikvarieeruvus, jaotub  $N$  vabadusastmel baseeruv hälvetest ruutude summa nagu  $\chi^2_N$ . Nii saab näiteks 95-protsendilisele tõenäosustasemele vastavate usalduspiiride ülemise piiri ( $U$ ),  $P = 0,025$ -le ja alumise piiri ( $L$ ),  $P = 0,0975$ -le vastavast  $\chi^2$  väärtusest. Piirid dispersioonile on seega  $U/N$  ja  $L/N$ . Sellised usalduspiirid on eriti kasulikud, kui on tegemist väikese analüüside arvuga. Thompson koostas lühikese 95 %-liste piiride tabeli. Täielikum tabel (Greig-Smith, 1961 c) sisaldab kõiki  $N$  väärtusi, mis võiksid arvesse tulla, ja see on toodud lisas B (tabel 7). Piirid on väljendatud ühikvarieeruvusena, s.o. arvukuse andmete korral kui dispersiooni ja keskmise suhe.

Metoodikat võib tunduvalt täiustada Kershaw (1957 a) poolt näidatud viisil, mida ta rakendas samaaegselt frekventsusele ja katvusele. Külgnevate ruutude võrgustiku asemel kasutatakse teatud arvu paralleelseid ruutuderidu (transekte), millelt pärinevad andmed grupeeritakse järjestikku suurenevatesse blokkidesse. Tõusud dispersiooni ja blokisuuruse graafikul näitavad siis laikude pindade asemel nende läbimõõtu. Saadakse oluline kokkuvõtte mingi teatud heteroge-



suse skaala kindlakstegemiseks loendatavate ruutude arvus. Edasi, kui on põhjust karta, et laigud on piklikud nagu näiteks langusega maapinnal, võib teha eraldi analüüsi kahes suunas täisnurga all. Kershaw märgib, et suurima bloki-suuruse dispersiooni (s.o. mis vastab transektide kogupikkusele) ei tohi arvestada, kuna siis kaldutakse arvestama elementi, mis sõltub transektide vahekaugusest.

Kui iga võrguühik on jaotatud omakorda paljudeks väiksemateks, milledeas märgitakse liigi esinemine või puudumine, võib arvukuse asemel kvantitatiivse näitajana kasutada frekventsust. Näiteks võib iga võrguühik omakorda koosneda 25-st väiksemast ruudust, nii et frekventsusena saab protokolli-da mingit täisarvu 0 ja 25 vahel. Seejärel käsitatakse andmeid täpselt samuti kui arvukuse korral. Frekventsuse kasutamisel on vooruseks, et loetleda saab ükskõik missugust liiki, kuid meetodi väärtus kannatab tõsiselt asjaolu tõttu, et võrguühik peab olema küllalt suur, et mahutada suurt arvu eraldi vaadeldavaid allühikuid. Kershaw (1957 a, b) laiendas meetodit katvuse mõõtmisele joontransektidel, märkides esinemise või puudumise piki liini võrdsetel vahekaugustel paiknevates punktides. Kasutades 1 m vahet kaugusega punkte, sai ta rahuldavaid tulemusi niitudel, mis enamiku meetodite puhul jaotumusanalüüsile ei allu. Põhiühikuks oli viis järjestikust punkti liinil. Üheühikuliste blokkide vaheline dispersioon on nii frekventsuse kui katvuse analüüsimisel võrreldav binoomjaotuse alusel oodatava dispersiooniga F-testil (vabadusastmete arvuga  $n_1 = \text{disper-}$

sioonile kohaldatav vabadusastmete arv,  $n_2 = \infty$  ). Esialgu leiti, et selliseid andmeid tuleks enne analüüsimist allutada nurgateisendusele, kuid järelemõtlemine näitas, et juhu kui olulisuse test pole tarvilik, on seeläbi vähe võita (Greig-Smith, 1961 c). Kui usalduspiirid on siiski nõutavad, on andmete teisendamine vajalik. Teisendatud skaalas on oodatav dispersioon ligikaudu  $\frac{820,7}{n}$  (kus  $n$  on põhiühiku ruutude või punktide arv), kuid see kaldub tõsese väärtusest tugevasti kõrvale, kui  $n$  on väike (vt. peatükk 2, frekventsus). Õiget väärtust on võimalik arvutada vasta-va binoomrea alusel, asendades hõivatud punktide arvud teisendatud väärtustega. Lisas B (tabel 1) on antud valimiku le keskmise katvuse suurustele ja kõige tavalisematele  $n$  väärtustele vastavad dispersioonid teisendatud skaalas.

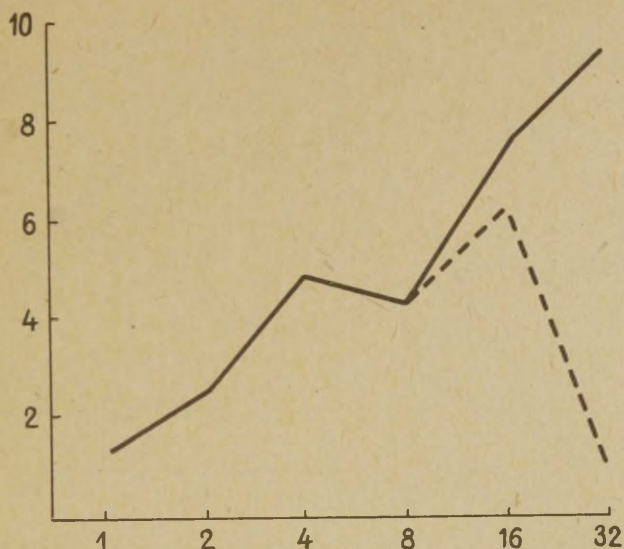
Kershaw (1957 a) kasutas selle katvuse meetodi tundlikkuse kindlakstegemiseks adalate katvuste puhul kunstlikke kooslusi. Ta järeldas, et tundlikkust suurendab tublisti põhiühiku kasutamine, mis on kuni pool oodatava vähima heterogeensusskaala suurusest. Kui prooviühiku suurus, s.o. proovipunktide arv selles, pole küllaldane, kalduvad tõusud nihkuma ühe blokisuuruse võrra paremale, kuna laigud katavad oma suurusega kaks blokki. Seda nihet saab vältida proovi suurendamisega. Kuna katvus seetõttu langeb, väheneb muidugi ka tundlikkus, kuni meetod muutub väga madala katvuse korral vajaliku liiga suure prooviühiku tõttu ebapraktiliseks. Kunstliku koosluse puhtformaalsetes tingimustes pole võimalik välja tuua seda kattevääs -

tuse täpset suurust, millest allpool ei maksaks meetodit enam kasutada. Näib, nagu sobiks meetod kasutamiseks kuni 10-ja võib-olla kuni 5-protsendilise katvuseni, arvestusel, et on võimalik kasutada maksimaalse tundlikkuse tagamiseks küllalt väikest põhiühikut. Kui katvus on alla selle, tuleb kasutada frekventsust, vaatamata selle puudustele.

Jaotumusanalüüs sel meetodil on kõige sobivamaks taimkattes, mis on ilmselt homogeenne, kui mitte arvestada paljunemisanähtustest põhjustatud suhteliselt väikeseskaalalist laiksust. Vaatamata näivale homogeensusele, esineb mõnikord tegelik liigi ohtruse muutus transekti pikisuunas. See põhjustab varieeruvuse püsiva tõusu suuremates blokisuurustes, mis võib varjata tegelikult esinevad laiksusastmed (joon. 14). Sellist muutust saab arvestada, uurides suuremate blokisuuruste summasid, eriti kui kasutatakse transekte pikkusega  $2^{x-1} \times 3$ ;  $2^x$  asemel. Seega on siis iga transekti puhul käepärast suuremate blokisuuruste 3 väärtust. Liigi ohtruse muutumise mõju dispersiooni ja blokisuuruse graafikule saab vähendada väiksemate laiksusastmete avaldamiseks küllaldaselt määral, eraldades lülvete ruutude summaat kodispersiooni, mis oleneb proovipunkti asukohast (Greig-Smith, 1961, a, c).

Nende võrguanalüüside tõlgendamist saab selgitada kahe näite abil. Kershaw (1957 b, 1958), kasutades katvust 5-cm-tes põhiühikut, leidis olulised tõusud blokisuurusel 64 (ca 3 m) mitme liigi andmetes, mis pärinesid

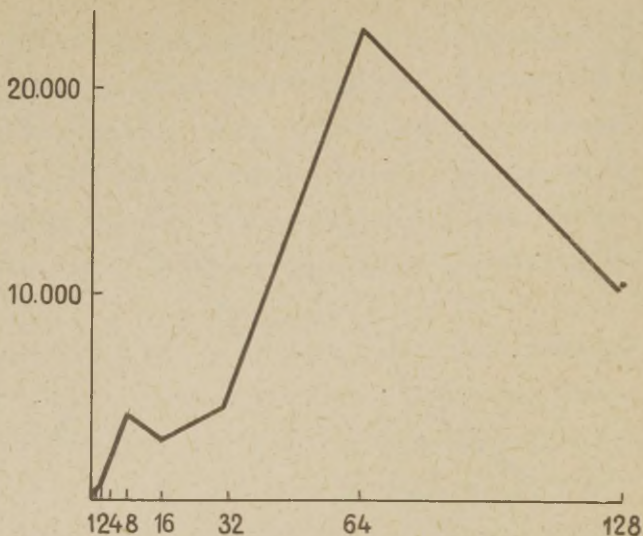




Joon. 14. Dispersiooni (ordinaattelg) ja blokisuuruse (abtsisstelg) graafik, tuginedes Agrostis stolonifera lokaalfrekventsusele 10 x 5 cm pinnaga põhiühikutel luitenõlval. Pidev joon tähistab algandmete dispersiooni ja katkendjoon dispersiooni, millest on lahutatud proovipunkti asukohast olenev kodispersioon (Greig-Smith, 1961 c, ajakirjast "The Journal of Ecology").

erivanuselistelt mägi-jäätkarjamaadelt. Joonisel 15 on toodud Agrostis tenuis'e tüüpiline dispersioonikõver.\* Samalaadne mullahorisoni түседuse analüüs transekti järjestikustes punktides, kasutades põhiühikut 10 cm, andis tõusu blokisuurusel 32, väljendades samasugust heterogeensusskaalat (joon. 16). See viitab mullahorisoni түседuse ja liigi

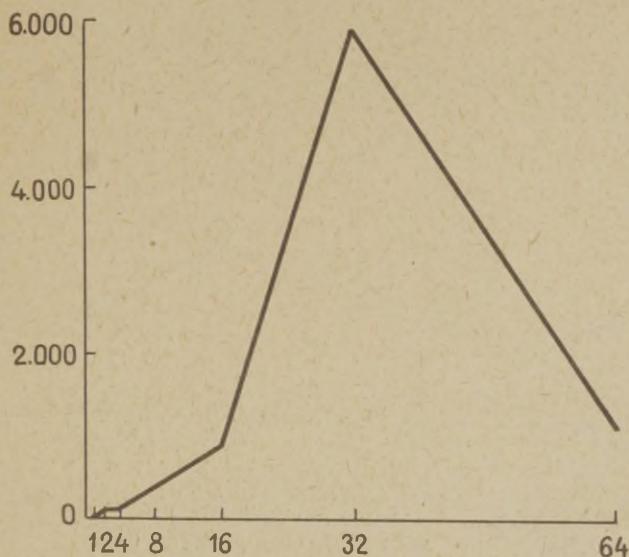
\* Tõus blokisuurusel 8 vastab vegetatiivsest paljunemisest tingitud väiksematele laikudele suuremate seas. Sellised "morfoloogilised tõusud" ilmuvad analüüsides sageli, kuid on üldiselt kergesti tuntavad.



Joon. 15. Dispersiooni-blokisuuruse graafik. Agrostis tenuis seitse aastat eest rajatud kultuurkarjamaal. Kasutatud on transektide 5 cm-lt põhiühikult pärinevaid teisendatud katvuse andmeid (Kershaw, 1957 b).

ohtruse vahelisele korrelatsioonile, mida esialgselt ei oletatud. Järgides seda viidet tehtigi see sõltuvus kindlaks.

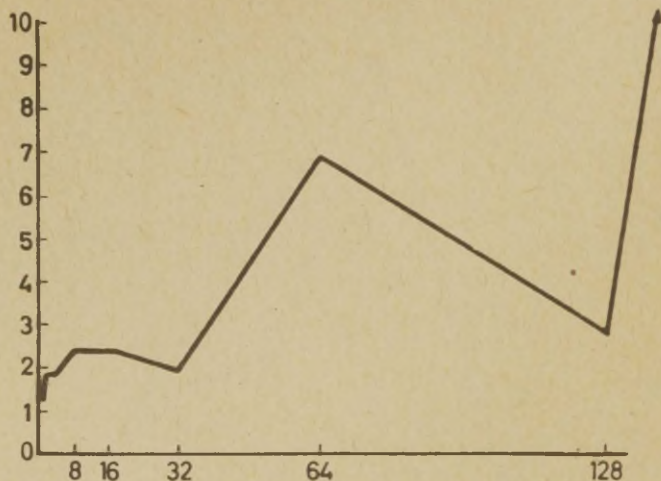
Phillips (1953, 1954 a) kasutas seda meetodit informatsiooni saamiseks Eriophorum angustifolium'i juurestiku morfoloogilise ehituse kohta, mis muul viisil oleks kättesaadav üksnes suurte raskustega. Risoomid tekivad E. angustifolium'i püstise võrse juures ainult kolmes vertikaaltasapinnas, tulenevalt liigi  $1/3$  leheseisust. Nad võivad olla paigutatud risoomi suhtes, mille tipmiseks osaks on emataim, kas kahe edasisuunalise ja ühe tagasisuunalise või ühe eda-



Joon. 16. Kultuurkarjamaa mullakihi түседuse (mõõdetud transektidel iga 10 cm järel) dispersiooni-blokisuuruse graafik (Kershaw, 1957 b).

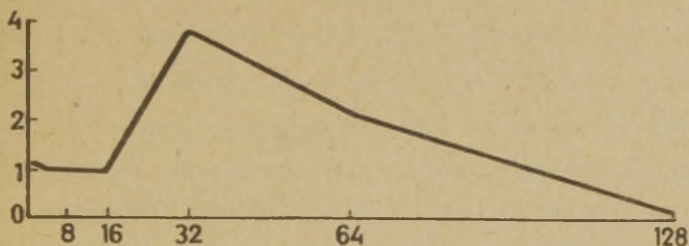
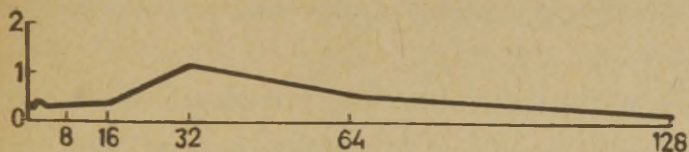
si- ja kahe tagasisuunalise risoomina, s.o. tütar-risoomid võivad hõivata kuut võimalikku suunda. Sama taime edasisuunalised risoomid on pikemad kui tagasisuunalised. Tütarrisoomid kalduvad moodustama uusi maapealseid võsusi ja samasugune muster kordub. Maapealsed võsud õitsevad alles mõne, tavaliselt aga kolme aasta pärast, misjärel nad surevad koos risoomiosadega, millest nad pärinevad. Seega koosneb taim piiratud arvust risoomidega ühendatud võsudest. Need faktid oleksid kergesti kindlaks-tehtavad lahtikaevamisel sobivates avakasvukohtades nagu





Joon. 17. Tüüpiline dispersiooni-blokisuuruse graafik Eriophorum angustifolium'il (Phillips, 1954a, ajakirjast "The Journal of Ecology").

näiteks mudalaukad, kuid rikkumata juurestike eraldamisega kaasnev raskus tihedamatel pinnastel takistab risoomide produktsiooni ja muutuva pikkuse otsest uurimist erinevatel kasvukohtadel. Tüüpiline võrkanalüüs (joon.17) liigile soodsalt kasvukohalt näitab "esmast kaksiktõusu" (blokisuurused 2 ja 8), mis vastab lühema tagasisuuna ja pikema edasisuuna risoomide grupeerumisele emavõsu ümber. "Teine tõus" (blokisuurus 64) vastab risoomide poolt ühte süsteemi liidetud võsude grupeerumisele. Joonis 18 esitab kahelt E. angustifolium'ile ebäsobivalt kasvukohalt võrguanalüüsi abil saadud informatsiooni. Siin esinevad mõlemad tõusud märksa vasemal, viidates lühematele



Joon. 18. Kaks *Eriophorum angustifolium*'i dispersiooni-blokisuuruse graafikut *Calluna vulgaris* - *Erica cinerea* koosluses (Phillips, 1954 a, ajakirjast "The Journal of Ecology").

risoomidele, kusjuures esmase tõus on palju madalam ja pole kahte ossa eristatavgi, näidates, et iga võsu poolt produtseeritakse vähem risoome kui eelneval juhul.

Tõusude suhteline kõrgus peegeldab ilmselt mustri intensiivsust, s.o. vastab juhuslikes proovides esinevale mittejuhuslikkusele. Mustri intensiivsus pakub teatud huvi, kuna ta omakorda peegeldab põhjuslike faktorite mõjuastet. Kõrged tõusud iseloomustavad ranget mõju koos liigi märksa ohtrama esinemisega seal, kus mõjuv tegur on soodustav, kui seal, kus selle teguri väärtused on liigile ebasoodsas piirkonnas. Madalad tõusud viitavad aga suhteliselt väikestele erinevustele. Tõusu laius on

määratud laikude suuruse varieeruvusega ja pakub üldiselt vähem huvi.

Selle jaotumusanalüüsi lähteseisukohtades on alles hiljuti kaheldud. Goodall (1961) väidab, et graafikuid saab seletada kui varieeruvuse suurenemist koos blokisuurusega viimaste kogu ulatuses, ja et tõusud tulenevad juhuslikest fluktuatsioonidest (lainetustest). Greig-Smith jt. (1963) on siiski näidanud, et logaritmteisendused, mida Goodall rakendas nii varieeruvusele (dispersioonile) kui blokisuurusele enne regressiooni hindamist, on tõusude olulisuse hindamisel sobimatud. Samuti selgus, et Goodalli poolt esitatud andmetes ilmnesid läbistikused (ohtruse) muutused, ja et tema erineva (juhuslikkusest tuleneva) tõusude arvuga graafikute osatähtsuse test pole vastuvõetav.<sup>42</sup>

Morisita (1959) soovitas põhiliselt sarnast lähenemist jaotumusanalüüsile. Tema dispersioonindeks  $I_{\delta}$  arvutatakse erinevatele ruudusuurustele ja suhet  $I_{\delta(s)}/I_{\delta(2s)}$  võrreldakse ruudu suurusega (võetuna 2 s kaupa). Saadud graafik näitab tõuse ruudusuurustes, mis vastavad esineva mustris astmele. Morisita rakendas seda meetodit, kasutades Evansi (1952) andmeid. Palju ulatuslikum katse erinevates metsatüüpides on sooritatud Ogawa jt. (1961) poolt.

Käsitletud meetodid on niivõrd tundlikud, et nende kasutamisest on tulu aladel, mis on ilmselt homogeensed või sellelähedased. Sageli aga esineb palju ilmselgeid mustrisega

---

<sup>42</sup>Viimaseid seisukohti on veel kord kriitiliselt analüüsinud Goodall (1963, J. Ecol., 51: 705-710). - Tõlk.



taimkatte ühikutes, mida enamik ökolooge tunnistavad taimekooslusteks. Anderson (1960, 1963) näitas, et sellise heterogeensusega mosaiiki saab edukalt uurida ordinatsioonmeetodite abil, mis esialgselt olid mõeldud koosluste erinevuse analüüsiks. Neid meetodeid kirjeldatakse peatükis 7.

#### IV peatükk

##### LIKIDE KOOSINEMINE

Kui üks või mõned keskkonnateguritest on liigi esinemisele ülekaaluka mõjuga, sõltub isendite ruumiline paigutus (jaotumus) koosluses, nagu eespool nägime, mõjuvate tegurite eri väärtuste jaotusest. Oletame, et liigi esinemine või puudumine mingil maa-alal sõltub näiteks mulla niiskusesisaldusest (%-des). Kui mullaniiskuse väärtuste jaotus oleks ülepinnaliselt puhtjuhuslik, s.o. väärtus mingis punktis oleks sõltumatu väärtustest teistes lähedastes punktides, peaks liigi indiviidide jaotumus olema samuti juhuslik, ning ilmselt poleks tegemist ühe teguri poolt määratletud mustriga. Tegelikult on aga sellist tasemete juhuslikku jaotust enamiku tegurite puhul raske ette kujutada. Väga laialdane mittejuhuslikkuse esinemine on iseenesest tõestuseks, et normaalselt see ei o'le

nii. Siiski tuleb sellist võimalust arvestada. Nähtus võib ilmnedagi erijuhul, kui määravaks teguriks on teise liigi isendite esinemine, mis võivad ise olla juhusliku jaotumusega. Kõige lihtsamaks näiteks on liigispetsiifiline parasiit. Kui peremeesliik on jaotunud juhuslikult, on parasiidi jaotumus samuti juhuslik, kui mitte juhuslikkus pole nii suur, et peremeesliigi isendist võib oleneda rohkem kui üks parasiidi isend. Selline selgesti väljenduv liikidevaheline sõltuvus on ilmne juba esimesel pilgul, kuid esineb ka ähmasemaid vahekordi, mis pole nii lihtsasti sedastatavad. Näiteks võib tuua kõrbepeõõsaste ja üheaastaste taimede koosinemise Kalifornias, millele viitas Went (1942), või Agropyron repens'i mõju teistele liikidele (Osvald, 1947; Hamilton ja Bucholtz, 1955). Need nähtused on seletatavad näiteks mullaniiskuse ja mineraalsete toiteelementide sisalduse lokaalsete muutustega teise liigi isendite vahel ja vahetus naabruses nii, et see osutub vaadeldavale liigile kohati kriitiliseks, ja mõnel puhul ka juureritiste mõjuga.

Kui ühele liigile mõjuvaks teguriks on teise liigi esinemine, näitavad sobiva suurusega proovid korrelatsiooni nende kahe liigi vahel. See võib avalduda kas kahe liigi kvantitatiivsete näitajate korrelatsioonis või siis, kui mõju on tugevam, selles, et liikide koosinemine proovides on sagedasem või harvem kui võiks oletada tõenäosuse alusel, olenevalt mõjuva liigi soodustavast või antagonistlikust suhtest mõjualusesse liigisse. Üldisemalt, ka muude ülepinnaliselt juhusliku jaotumusega tegurite mõju kor-

ral avaldub nende osatähtsus liikidevahelises koosesinemises. Mingis rohkem kui mõnest liigist koosnevas koosluses pole tõenäoline, et mõjufaktorile allub ainult üksik liik. Ühesugune mõju mitmele liigile põhjustab aga korrelatsiooni nende liikide esinemises.

Jaotumusele otsemõjuva põhjuse kindlakstegemise kõrval on informatsioon liikide koosesinemise kohta väärtuslik ka siis, kui otsene jaotumusviisi uurimine äpardub. Kui koosluse liikidest mitmed näitavad kindlat jaotumust, mis viitab mingi teguri mõjule, tõestab liikidevahelise korrelatsiooni uurimine liikide koondumist gruppideks, mis peaksid vastama ühele või mitmele mõjuvale tegurile. Selline ökoloogiliselt sarnaste liigigruppide käsitlemine on sarnane taimekoosluste klassifitseerimisega. Niisuguste liigigruppide eristamine, arvestades varieeruvust erinevate kooslustena aktsepteeritud ühikuis, on tõepoolest samalaadse muutlikkuse astmega kui liikide grupeerimine ühikutesse, mida käsitletakse taimekooslustena. Uurimisevõtted on sarnased ning siin esitatud ja 7.peatükki viidud koosluste vaatlemise aspektide teineteisest lahutamine on küllalt kunstlik.

Nagu jaotumusviisi puhulgi nii ka koosesinemise hindamisel (tingimusel, et koosesinemise astme kvantitatiivsed näitajad pole tarvilikud) ei tarvitse proovid olla juhuslikud.\* Nullhüpoteesiks on, et ühe liigi esinemine ei korreleeru teise liigi esinemisega, ja kui see peab

\* Väikeseks erandiks on olukord, kui kaks vaatluselust liiki erinevad tugevasti frekventsuse poolest (vt. allpool).



paika, on kõik proovid ses suhtes üksteisest (vaatamata proovivalikule) statistiliselt sõltumatud. Väliolukorras on üldiselt kõige lihtsamaks viisiks regulaarse proovivaliku kasutamine. Teatud hädahoeks on küll võimalus, et regulaarselt paiknevad proovid võivad anda andmeid ainult ühe perioodilise varieeruvuse faasi kohta. See oht on igatahes välditav, kui kasutada külgnevaid ruute, s.o. ruudu-õrgustikku või kaht teineteisega ristuvat paralleelsete ruudutransektide seeriat. Külgnevad ruudud on eelistatavamad ka seetõttu, et võimaldavad kombineerida suuremaid blokke. Kui andmetest tahetakse saada ka koos-esinemise astme näitajat, peavad proovid olema juhuslikud, kuna vastasel juhul pole andmetele võimalik anda usalduspiire ja erinevate liigipaaride näitajate vahel ei saa sooritada usaldusväärseid võrdlusi.

Olenevalt sellest, kas liigid esinevad kõigis või peaaegu kõigis proovides või mitte, saab nendevahelist korrelatsiooni hinnata kas liikide mingisuguse kvantitatiivse näitaja või nende esinemise ja puudumise abil. Valikuvõimalust, milliseid andmeid antud ülesande puhul kasutada, on siiski vaid harukordadel.

Liigipaaride esinemise või puudumise andmeid on lihtne hinnata  $2 \times 2$  võimalustabelis. Oletame, et proovide arvud, mis sisaldavad nii liiki A kui B, liiki A üksinda, liiki B üksinda ja mitte kumbagi, on järgnevad:

		Liik A		
		+	-	
Liik B	+	a	b	a + b
	-	c	d	c + d
		a+c	b+d	a + b + c + d = n

Kui liigi B esinemine on liigi A esinemisest täiesti sõltumatu, võib arvata, et liiki A sisaldavast (a + c) proovist sisaldab osa  $\frac{(a+b)}{n}$  ka liiki B, s.o. teoreetiline proovide arv, mis sisaldab mõlemaid liike, on

$$\frac{(a + b)(a + c)}{n} .$$

Oodatavat väärtust tabeli teistele lahtritele saab samal viisil arvutada või leida ääresummadest lahutamisega. \* Arvutades tabelile  $\chi^2$  väärtuse, saab vaadeldud arve võrrelda sellise sõltumatuse alusel oodatavaga või ka otseselt (vt. peatükk 2, lk. 58 ).

Kui huvi pole koondunud mitte ainult üksikutele liikidele, on üldiselt tulus koostada iga proovi kohta täielik

---

\* Esimesena kasutas seda lähenemist nähtavasti Gleason (1925), kes siiski ei püüdnud arvutada oodatavast kõrvalekaldumise olulisust. Hiljem on seda uuesti soovitanud Jones (1945), Cottam ja Curtis (1948) ja Cole (1949). Dice (1945) ja teised on rõhutanud sellise testi soovitatavust enne mingi koosinemise näitaja arvutamist.

liikide nimestik, mis teeb esinemise ja puudumise andmed paljude koosluse liikide paaride osas käepäraseks.<sup>43</sup> Kui sooritatakse suur hulk võrdlusi, vastab osa üksiktulemustest madalale [nullhüpoteesi, T.F.] tõenäosusele ka juhuslikult. Nii on juhul, kui käsitletakse sada liikide paari, mingi viie liigipaari puhul võimalustabelid iseseisva tõenäosusega 5 protsenti või vähem. Sarnaselt sellega võib oodata, et ühel sajast on nullhüpoteesi tõenäosus 1% või vähem. Sellepärast ei saa suure võrdluste arvu korral omistada vaieldamatut tähtsust üksikutele kõrge koosesinemise juhtudele. See asjaolu jäetakse sageli silmapaari vahele.

Mõnikord on teatud küsimuste lahendamiseks kasulik uurida rohkem kui kahe liigi üheaegset esinemist. Toome näite. Greig-Smith (1952 b) leidis Trinidadis sekundaarmetsade analüüsiseerias viiteid koosesinemisele kolme liigi - Amaioua corymbosa, Lacistema aggregatum ja Alibertia acuminata vahel, kusjuures need esinesid vastavalt 58, 54 ja 42 proovis sajast. Vaadeldud ja teoreetiliselt oodatavad üheaegse esinemise arvud ja juhuslikkuse tõenäosustasemed olid järgmised:

	Vaadeldud	Teoreetiline	P
Amaioua - Lacistema	37	31.32	< 0,05
Amaioua - Alibertia	29	24.36	0,05 - 0,1
Lacistema - Alibertia	29	22.68	< 0,05

<sup>43</sup> Kõige sobivamaks viisiks on selle nimekirja kandmine viisualperfokaardile. - Tõlk.



Oletust, et need kolm liiki moodustavad ökoloogilise grupeeringu, toetas asjaolu, et nad kõik andsid negatiivse korrelatsiooni kahe teise, omavahel negatiivselt korreleeruva liigiga. Teoreetilised arvud kõigi kolme liigi üheaegseks esinemiseks kõikvõimalikes kombinatsioonides on kergesti arvutatavad: näiteks Amaloua koos Lacistema'ga, kuid ilma Alibertia'ta:

$$0,58 \times 0,54 \times (1 - 0,42) \times 100 = 18,17.$$

Vaadeldud ja teoreetilised arvud kaheksas võimalikus klassis on järgmised.

	Am.	Am.	Am.	-	Am.	-	-	-
	Lac.	Lac.	-	Lac.	-	Lac.	-	-
	Alib.	-	Alib.	Alib.	-	-	Alib.	-
Vaadeldud	23	14	6	6	15	11	7	18
Teoreetiline	13,15	18,17	11 21	9,53	15,47	13,15	8,11	11,21
Kõrvalekalle	+9,85	-4,17	-5,21	-3,53	-0,47	-2,15	-1,11	+6,79
$\chi^2$	7,38	0,96	2,42	1,31	0,01	0,35	0,15	4,11

Summaarne  $\chi^2$  on 16.69 nelja vabadusastmega, mis vastab tõenäosusele vähem kui 1 %. Kinnitust ei leia mitte ainult oluline erinevus puhtjuhuslikust grupeerumisest (koos ülaltoodust kõrgema olulisusega, vt. eelmine lk.), vaid ühtlasi selgub, et peamise osa kõrvalekaldest moodustavad kas kõiki kolme või mitte ühtki liiki sisaldavad proovid. See asjaolu teeb koosesinemise ökoloogilise tähtsuse palju selgepilisemaks. Sellist käsitlust tuleks rakendada paljude liikide koosmõju puhul, kuid see osutub ebapraktiliseks rohkem

ma kui kolme või nelja liigi korral, kuna võimalike grupeeringute arv suureneb geomeetriliselt. Näiteks on kuue liigi puhul 64 võimalikku kombinatsiooni ja teoreetiline esinemiste arv igas grupis jääb väikeseks. Võrreldes kolme või rohkema liigi üheaegset esinemist tuleks niisiis ühendada mõned klassid nii, et ükaki teoreetiline väärtus poleks alla viie (s.o. alla tavalise kokkuleppetaseme  $\chi^2$  arvutuste puhuks). Siiski pole siin vaja seesugust pidevuskorrektsiooni anda, kuna koos suurenenud vabadusastmete arvuga muutub mingile võimalustabeli servasummale vastav võimalike tabelite arv palju suuremaks ja tõenäosuste jaotuskõver läheneb pidevale. Kui liike vaadeldakse rohkema kui kahe kaupa, suureneb liikide võimalike kombinatsioonide arv vastavalt liikide arvule grupis samuti kiiresti ja takistuseks saab hoopis analüüsiks vajalik suur töökuula. Seepärast pole üldiselt tulus uurida koosesinemist rohkema kui kahe liigi vahel, kui mitte 2 x 2 tabelite alusel pole tegemist tugeva viitega sellele, et huvialused sõltuvused hõivavad rohkemat kui kaht liiki. Teistsugused käsitlused on vastuvõetavamad koosluste eristamisel ja neid vaadeldaksegi seoses selle probleemiga ühes järgnevatest peatükkidest.

Liikide proovides esinemise arvude võrdlemine teoreetilistega on väga sobiv ja painduv meetod, mis on rakendatav mitmesugustele olukordadele. Kui huvi koondub ainult koosesinemise teatud kategooriatele, võivad puududa lugejad mitte ühtki liiki sisaldavate ruutude osas. Sellist olukorda võib illustreerida Went'i (1942) juba kasutatud and-

T a b e l 6

Üheaastaste taimede ja põõsaste koosesinemine Lõuna-Kalifornia kõrbes. Vaadeldud (ülal) ja oodatavad (all) esinemissagedused. Andmed on tuletatud Went'i (1942) järgi

		P õ õ s a d						$\chi^2$	P.	Ilma ühegi põõsa- ta
		Encelia farino- sa (elus)	Encelia farino- sa (surnud)	Franseria dumosa	Hyme- noclea salso- la	Ülejää- nud lii- gid	Kokku			
Põõsaste arv transektil		248	84	172	136	133	773			
Üheaastased taimed	Phacelia distans	74 112,93	49 38,25	38 78,32	92 61,93	49 60,56	352	34,45	<0,001	-
	Malacothrix californica	12 40,10	29 13,58	46 27,81	21 21,99	17 21,51	125	50,07	<0,001	-
	Emmenanthe penduliflora	10 31,12	30 10,54	6 21,58	27 17,07	24 16,69	97	70,49	<0,001	2
	Rafinesquia neomexicana	3 14,12	9 4,78	21 9,79	6 7,74	5 7,57	44	26,37	<0,001	1
Kokku		99 198,27	117 67,16	161 137,51	146 108,73	95 106,33	618	104,69		



metega põõsaste ja üheaastaste taimede (efemeeride) koos-esinemise kohta Kalifornia kõrbetaimkattes. Andmed koguti transektilt erinevate liikide põõsaste arvu, iga põõsa üm-ber esinenud efemeeride kui ka põõsastest eemal esinenud efemeeride esinemissageduse kohta. Seega puudusid proovid, mis ei sisaldanud põõsaid ega ka efemeere. Kindlapinnalisi prooviühikuid nende tavalises tähenduses ei olnudki. Andmed on esitatud protsentuaalsel kujul, ent algandmeid on võima-lik tuletada eri liikide koguarvude järgi. Tabelis 6 ongi esitatud tuletusandmed neljale efemeerile ja kolmele põõsa-liigile, kusjuures vähem arvukad põõsaliigid on ühendatud "ulejäänud liikide" alla. Võib esitada kolm põhimõttelist küsimust:

1. Kas uuritavad üheaastased liigid kalduvad esinema ai-nult koos põõsastega või pigem neist eemal; sagedamini või harvemini kui juhuslik oodatav?

2. Kas on tõestatav, et ainult koos põõsastega kasvavad efemeeride isendid kalduvad esinema sagedamini koos mõne tea-tud põõsaliigiga kui ulejäänutega?

3. Kui nii, siis kas sõltuvus jääb samaks üheaastaste taimede erinevate liikide korral?

Tühjade proovide puudumisel ei saa esimesele küsimusele kohest vastust anda. Jaatav vastus teisele küsimusele, mis eeldab efemeeride ja üksikute põõsaliikide koosesinemist, võib tuleneda positiivsest korrelatsioonist ühtede ja ne-gatiivsest teiste põõsaliikidega. See võib esimese küsi-muse vältida, kuna sõltuvus põõsastega kui klassiga ole-neb siis erinevate liikide suhtelisest arvust. (Antud ju-

hul oli üheaastaste taimede kalduvus esineda koos põõsastega ilmne juba esimesel pilgul ja see õigustaski ebatäieliku proovivaliku kasutamist.)

Kui põõsaliigid ei avalda üheaastaste taimede esinemisele erinevat mõju, võiks oodata, et üheaastaste taimede esinemise arvud jaotuvad põõsaliikide vahel vastavalt viimaste arvukusele. Sel teel leitud oodatavad esinemissagedused on toodud tabelis 6 iga vaadeldud arvu all. Tabeli igast lahtrist saab arvutada väärtuse, mis lisandub summaarsele  $\chi^2$ -le, mille vabadusastmete arv on 16. Kui iga üheaastase liigi viis väärtust summeeritakse, saadakse igaile neist nelja vabadusastmega  $\chi^2$ . Kõik need arvud on kõrge olulisusmääraga, mis viitab sellele, et ükski üheaastane taim pole põõsaliikide vahel jaotunud juhuslikult. See saab tuleneda kas erinevate põõsaliikide üldisest mõjust kõigile efemeeridele või siis teatud põõsaliikide ja efemeeride vahelistest spetsiifilistest mõjutustest. Tabeli summaarset  $\chi^2$  väärtust 181,38 võib tema hindamiseks lahata. Iga põõsaliigi puhul esinenud üheaastaste taimede vaadeldud ja oodatavate väärtuste summadest (tabeli lõpurida) on võimalik saada nelja vabadusastmega  $\chi^2$  väärtus, mis hindab efemeeride esinemiste arvu kooskõla oodatavaga. Selle suurus on 104,69, ning lahutades selle summaarsest  $\chi^2$  väärtusest saame jäägi, mis tuleneb heterogeensusest ehk erinevate efemeeride käitumisest eri põõsaliikide suhtes. Seega saame:

	$\chi^2$	Vabadus- astmed	P
Kõrvalekalle	104,69	4	< 0,001
Heterogeensus	76,69	12	< 0,001
Kokku	181,38	16	

Kui on tegemist heterogeensususe olulise osatähtsusega, nagu antud juhul, on tähtis märkida, et olulisele kõrvalekaldele  $\chi^2$ -s ei saa omistada vaieldamatut tähtsust, sest kui erinevad efemeerid on põõsaliikidega assotsieerunud vastupidiselt, sõltub erinevatele põõsaliikidele vastavate efemeeride esinemiste koguarvu kõrvalekalle nende efemeeride suhtelisest ohtrusest. Seega näitab  $\chi^2$  analüüs siis seda, et üheaastased taimed ei esine koos põõsaliikidega juhuslikult ja et nad erinevad oma vahekordade poolest erinevate põõsaliikidega.

Sageli saab analüüsi jätkata. Näiteks antud juhul järeldeb andmetest, et suur osa koguhälvest tuleneb efemeeride juures avalduvast tendentsist esineda pigem koos surnud kui elavate Encelia farinosa põõsastega. Kõik neli efemeeriliiki esinevad harvemini koos elavate ja sagedamini koos surnud Encelia taimedega kui tõenäosuse alusel võiks oodata. Bioloogilistel kaalutlustel võib arvata, et vaatamata liigile on surnud põõsad, võrreldes elavate põõsastega, nende vahetule kasvukohale erineva mõjuga. Tabelis 7 on Encelia ja kuuel juhul\* "ülejäanud liikide"

\* Seejuures oletati, et surnud põõsaste koguarvul on vähemalt miinimum koosesinemisi efemeeridega, s.o. ei arvestatud võimalust, mil mõni surnud põõsastest ei omaks ühtki koosesinevat efemeeri.



Tabel 7

		P õ õ s a d				Kokku	$\chi^2$	P
		Encelia farinosa	Franseria dumosa	Hymenoc- lea sal- sola	Ülejää- nud liigid			
Põõsaste arv transektil		248	172	136	127	683		
Üheaastased taimed	Phacelia distans	74 110,02	88 76,30	92 60,33	49 56,34	303	31,14	< 0,001
	Malacothrix californica	12 34,86	46 24,18	21 19,12	17 17,85	96	34,92	< 0,001
	Emmenanthe penduliflora	10 22,88	6 15,86	27 12,55	20 11,71	63	35,90	< 0,001
	Rafinesquia neomexicana	3 12,71	21 8,81	6 6,97	5 6,51	35	24,75	< 0,001
Kokku		99 180,46	161 125,16	146 98,96	91 92,41	497	69,42	

(Nagu tabel 6, kuid surnud põõsad on välja jäetud.)

hulgas esinenud surnud põõsaste andmed välja jäetud ja arvutatud uued servasummad ning oodatavad väärtused. Summaarne  $\chi^2$  igale efemeeriliigile on endiselt kõrgesti oluline nagu ka heterogeensuse  $\chi^2$  kogu tabelile, kinnitades, et ükski neljast efemeerist pole põõsaste seas jaotunud juhuslikult ja et nad erinevad üksteisest oma vahekorra poolest põõsastega.

	$\chi^2$	Vabadusastmed	P
Kõrvalekalle	69,42	3	< 0,001
Heterogeensus	57,29	9	< 0,001
Kokku	126,71		

Malacotrix californica ja Rafinesquia neomexicana andmed tabelis 7 viitavad nende ühesugusele reaktsioonile erinevate põõsaste suhtes. Kui koostada samasugune tabel ainult sellele kahele liigile, on  $\chi^2$  analüüs järgmine:

	$\chi^2$	Vabadusastmed	P
Kõrvalekalle	57,62	3	< 0,001
Heterogeensus	2,05	3	0,5-0,7
Kokku	59,67	6	

Heterogeensuse  $\chi^2$  pole siin oluline, kinnitades, et vahekorrad nende kahe liigi ja põõsaste vahel on, vähemalt nende andmete põhjal, ühesugune.

Toodud näited pole andmetest saadava võimaliku informatsioonikoguse seisukohalt kaugeltki ammendavad, kuid on küllaldased võimalustabeli paindlikkuse näitamiseks.

Kui kaks liiki esinevad kõigis või peaaegu kõigis proovides, võib korrelatsioon ilmnedas sõltuvusena liikide oht-ruse vahel. Käepäraseks võtteks on arvutada korrelatsioonikoefitsient kahe liigi oht-ruse vahel. Vaatleme näiteks järgnevaid Cirsium acaule ja Festuca ovina katvuse andmeid külgnematel 10-jalase küljega ruutudel ( $n=9$ ) lubjarikkal niidul. Kumbagi liiki uuriti 112 punktiga (seitsme-raami 16 vardaga). Numbrid näitavad puuteid 112-st ja on reastatud Festuca ovina katvuse järgi:

Festuca ovina      99 95 83 82 68 64 62 49 46

Cirsium acaule    10   4 22 13 35 26 21 36 37

(Ulatuslikumate andmete korral võib enne korrelatsioonikoefitsiendi arvutamist hinnata sõltuvuse olemasolu graafikul.)

Näeme mõningast viidet sellele, et Cirsium acaule katvus kaldub suurenema Festuca ovina katvuse arvude vähenedes, kuid see sõltuvus ei ole eriti range ega vastuvõetav ilma lähema hindamiseta. Tähistanud Festuca y-ga ja Cirsium'i x-ga, tuleb sooritada järgnevad tehted:

( $n = 9$ )

$$Sx = 204, Sx^2 = 5\,776, \frac{(Sx)^2}{n} = 4\,624,$$

$$S(x - \bar{x})^2 = 5\,776 - 4\,624 = 1\,152;$$

$$Sy = 648, Sy^2 = 49\,520, \frac{(Sy)^2}{n} = 46\,656,$$



$$S(y - \bar{y})^2 = 49\,520 - 46\,656 = 2\,864.$$

$$S(xy) = 13\,074, \quad \frac{SxSy}{n} = 14\,688,$$

$$S(x - \bar{x})(y - \bar{y}) = 13\,074 - 14\,688 = -1\,614.$$

Korrelatsioonikoefitsient

$$r = \frac{S(x - \bar{x})(y - \bar{y})}{\sqrt{S(x - \bar{x})^2 S(y - \bar{y})^2}} = \frac{-1\,614}{\sqrt{(1152 \times 2864)}} = 0,8886;$$

r varieeruvus on

$$v_r = \frac{1 - r^2}{n - 2} = \frac{1 - 0,8886^2}{7} = 0,0300557;$$

r standardviga  $\sqrt{0,0300557} = 0,1734.$

Väärtus t, mis hindab r kõrvalekallet nullist (oodatav väärtus kui x ja y on sõltumatud), on

$$t = \frac{0,8886}{0,1734} = 5,13.$$

Sellel t väärtusel on seitse vabadusastet (üks kulus r määramiseks) ja vastav tõenäosus on alla 1 protsendi.\*

Sellega leiab kinnitust oletus, et Festuca ovina atteväärtus on alla surutud seal, kus Cirsium acaule oma on suurem. Seda võiks viimase morfoloogia alusel tõepoolest oodata.

---

\* Fisheri. ja Yatesi (1943) poolt on suure r väärtuste valiku puhuks antud tabel kinnituste tõenäosustasemetele vastavate r väärtustega. Seega pole t arvutamine üldiselt tarvilik.

Koosesinemise hindamisel võib kasutada ükskõik millist kvantitatiivset näitajat. Kahele liigile võib rakendada ka erinevaid väljendusvahendeid. Näiteks kui soovitakse hinnata sõltuvust ohtralt esineva kõrrelise ja rohttaime vahel, mille üksikisendi katvus on väike, võib kasutada katvust kõrrelise ja arvukust rohttaime puhul. Hanson (1934) on kirjeldanud sellist juhtu, kusjuures ta sai (mitteolulise) korrelatsioonikoefitsiendi - 0,09 Agropyron Smithii võsude tiheduse ja Bouteloua gracilis'e katvuse vahel.

Teiseks võimaluseks on kasutada korrelatsioonikoefitsiendi asemel järgu (astak-) korrelatsioonikoefitsienti. Viimase voorusteks on arvutuste lihtsus ja äärmuslike väärtuste ebaõige osakaalu vältimine. Võimalikest koefitsientidest on kõige sobivamaks Kendalli tau (vt. Kendall, 1948). Selle koefitsiendi määramiseks korrastatakse andmed selliselt, et üks muutuja on loomulikus järjestuses suurimast vähima väärtuseni, ning märgitakse teise muutuja suurusjärkude järjekord. Koefitsient leitakse kõigi võimalike arvupaaride uurimisel, tehes kindlaks loomuliku ja vastupidise järjekorra teise muutuja väärtuste osas ning väljendades ekstsessi osana kõigist võrdlustest. Nii on ülalkäsitletud andmete puhul suuruste reastused järgmised:

<u>Festuca ovina</u>	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<u>Cirsium acaule</u>	8	9	5	7	3	4	6	2	1
P	1	0	2	0	2	1	0	0	- +6
Q	7	7	4	5	2	2	2	1	- -30
S	-6	-7	-2	-5	0	-1	-2	-1	-24

Positiivsete või negatiivsete võrdluste ekstsessi skoori S arvutamiseks on kõige lihtsamaks näidatud viis. Iga Cirsium acaule suuruse puhul sellest paremale jäävate ja temast suuremate numbrite arv tähistatakse P-ga ja sellest väärtusest väiksemate numbrite arv Q-ga. S võrdub  $P - Q$ . Sooritatavate võrdluste koguarv on  $\frac{1}{2} n(n-1) = 36$ , ja

$$\tau = \frac{-24}{36} = -0,67.$$

Nagu näeme, on kahe muutuja järjestuste täieliku kokkuvõtte korral kõik võrdlused positiivsed ning täieliku sobimatuse puhul negatiivsed. Seega muutub  $\tau + 1$ -st täispositiivse kuni  $-1$ -ni täisnegatiivse korrelatsiooni korral.

Kui  $n \gg 10$ , on S jaotunud ligikaudu normaalselt ja  $\tau$  olulisust saab hinnata võrreldes seda tema standardveaga. Viimast suhet hinnatakse normaaljaotuse tabelite. Pidevuskorrektsiooni andmiseks tuleb vaadeldud S väärtusest eelnevalt lahutada üks. S varieeruvus on  $\frac{1}{18} n(n-1)(2n+5)$  (Kendall, 1948). Kendall annab tabeli, mis on toodud lisas B (tabel 8) n väärtustele alla kümne. Sellest tabelist nähtub, et antud juhul on tõenäosus umbes 0,6 protsenti.



Kui ühe või mõlema liigi järjestamisel esineb sidestus (ühesuurused väärtused), tuleb nende kordajateks võtta keskmine. Näiteks kui suuruselt teine ja kolmas väärtus on võrdsed, saavad mõlemad kordaja  $2\frac{1}{2}$ . Sellistel juhtudel väheneb võimalike võrdluste arv ja koefitsient võtab kuju:

$$= \frac{S}{\sqrt{(\frac{1}{2} n(n-1) - T) \cdot (\frac{1}{2} n(n-1) - U)}}$$

kus  $T$  on  $\frac{1}{2} \sum_t t(t-1)$ , s.o. ühe muutuja iga  $t$  sidestusega grupi avaldiste  $t(t-1)$  poolsumma, ja analoogiliselt:

$U = \frac{1}{2} \sum_u u(u-1)$ , s.o. teise muutuja  $u$  sidestustega gruppide avaldiste  $u(u-1)$  poolsumma. Selles tähistuses võrdub  $S$  varieeruvus:

$$\begin{aligned} & \frac{1}{18} \left[ n(n-1)(2n+5) - \sum_t t(t-1)(2t+5) - \sum_u u(u-1)(2u+5) \right] + \\ & + \frac{1}{9n(n-1)(n-2)} \left[ \sum_t t(t-1)(t-2) \right] \left[ \sum_u u(u-1)(u-2) \right] + \\ & + \frac{1}{2n(n-1)} \left[ \sum_t t(t-1) \right] \left[ \sum_u u(u-1) \right] \end{aligned}$$

On jäänud käsitleda veel üht tüüpi korrelatsiooni. Nimelt kui üks liik esineb kõigil või ligikaudu kõigil ning teine puudub paljudel proovipindadel, omades proovides, kus ta esineb, madalaid väärtusi. Huvi koondub siin ühe liigi esinemise hulga ning teise liigi esinemise või puudumise vahekorrale. Ainus võimalik hindamisviis on klassifitseerida proovid teist liiki sisaldavateks ja seda mittesisaldavateks ning arvutada nendes klassides esimese liigi kesk-

mine hulk. Seejärel võib keskmiste erinevuse hindamiseks kasutada t-testi. Kui toimitakse nii, peab, vastupidiselt koosesinemise hindamise üldistele tingimustele, proovivalik olema juhuslik, et oleks võimalik saada keskmiste kasutuskõlblikke standardvigu.

Nii nagu proovivalikul jaotumuse määramiseks peab ka koosesinemise hindamisel hoolt kandma, et samasse prooviseeriasse ei satuks ilmselt erinevad kooslused. Kui hõivatatakse erinevaid kooslusi, saadakse tugev positiivne korrelatsioon samasse ja negatiivne korrelatsioon erinevatesse kooslustesse kuuluvate liikide vahel. On tõsi, et selline korrelatsioon peegeldab peamiselt kasvukohategurite mõju, kuid see mõjustus on ilmne ka ilma kvantitatiivse uurimiseta, ja saadud korrelatsioon võib üksnes varjata vähem selged liikidevahelised sõltuvused.

Ilmselt heterogeense ala uurimistulemusi võib illustreerida näitega. Kui kahe liigi frekventsused on 30 ja 40 protsenti ning 100 proovis on koosesinemiste arv 14 (võrreldes juhuslikkuse alusel oodatavaga 12), on parandatud  $\chi^2 = 0,45$ . Kui lisatakse 100 mitte kumbagi liiki sisaldavat proovi, langeb oodatav ühiste esinemiste arv 6-le ja nüüd on parandatud  $\chi^2 = 13,79$  tõenäosusega umbes 0,1 protsenti. Bray (1956) toob hea näite selle efekti avaldumisest väliolukorras.

Üldiselt on jäetud silmapaari vahele proovipinna suuruse mõju koosesinemisele. Prooviruudu suurus mõjutab saadud tulemusi, ja sellest võib saada väärtuslikku infor-

matsiooni proovipinna suuruse kohta, millest alates korrelatsiooni iseloom muutub. Seoses korrelatsiooni iseloomu muutusega olenevalt proovipinna suuruse muutustest võib eristada nelja korrelatsiooni põhjust.

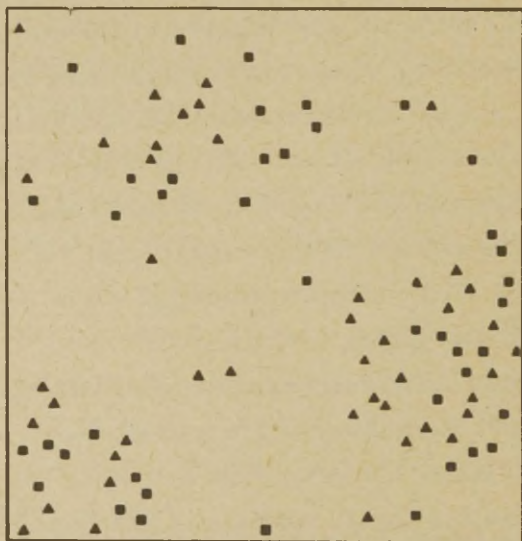
1. Kui kasutatud ruudud on samas suurusjärgus kui isendid, ilmneb negatiivne korrelatsioon, mis ei tähenda rohkemat, kui et samas punktis ei saa kasvada kaks isendit. Ruudusuuruse kasvamisel see korrelatsioon kaob.

2. Kui mõne liigi isendid on palju suuremad kui teistel, võib ruumi (pinna) hõivamine esimeste poolt tingida positiivse korrelatsiooni viimaste vahel. Juhul kui liigi A individidid on küllalt suured selleks, et kasutatud suurusga ruudult välja tõrjuda väikeste isenditega liigid B ja C, on korrelatsioon viimase kahe liigi vahel positiivne. See efekt pole uudis, esinedes näiteks niitudel, kus esinevad nii kõrreliste mättad (võib-olla mõne tuhande ruutsentimeetrise pinnaga) kui ka väikeste isenditega rohttaimed. Korrelatsioon (B ja C vahel) kaob, kui ruudu suurus saavutab kõige suuremate taimedega liigi (A) isendite suurust ületavad mõõtmed.

3. Kui kaks liiki reageerivad kindlat väärtuste jaotumust omavale otsemõjuvale tegurile ühesuguselt, on nende vaheline korrelatsioon positiivne kuni ruudu suuruseni, mis vastab otsemõjuva teguri heterogeensusskaalale. Ruudu edasisel suurenemisel korrelatsioon kaob. Järelikult põhjustab kahe liigi erinev reaktsioon (mõjuva teguri suhtes) negatiivse korrelatsiooni, mis kaob, kui ruudu suurus ületab



selle teguri heterogeensusskaala (avaldumisulatuse). Kui toimib mitu otsemõjuvat tegurit, põhjustades mitmele heterogeensusskaalale vastavad liikide jaotumusmustrid, võib korrelatsiooni iseloom muutuda kahel ründusuurusel. Joonis 19 kujutab kahe liigi jaotumust. Mõlemad on märksa ohtramad pinna teatud osades, milledes liigid on soodustatud veel teise mõjuteguri erinevate tasemete poolt, mis omakorda põhjustab jaotumusmustrite teisest, väiksemas skaalas. Kui ruutu suurendada, on siin korrelatsioon esialgu negatiivne, siis positiivne ja lõpuks kaob. Kahe liigi positiivne korrelatsioon, määratuna ruumi hõivamisest kol-



Joon. 19. Kahe liigi isendite jaotumus (vt. teksti).

manda poolt, nagu kirjeldati ülal, on ilmselt erijuht sarnasest reaktsioonist mõjuvale tegurile. Et see on lihtne ruumivälistamise efekt, on üldiselt ilmne, kui võrrelda ruudu suurust, mil see kaob, vaadeldavate liikide kasvuvormiga.

4. Otsesed mõjustused liikide vahel, näiteks juureritised või mullategurite lokaalne muutmine indiviidi ümber, avaldudes positiivse korrelatsioonina, põhjustavad positiivse korrelatsiooni kõigil mõlema liigi indiviidide mahutamiseks küllaldastel ruudusuurustel. Teiselt poolt, kui tegemist on negatiivsete liikidevahelistel mõjutustega, kaob korrelatsioon, kui ruudu suurus ületab ühe indiviidi keskmise mõjupiirkonna. Tulemus on samasugune kui ruumi hõivamise puhulgi, kuid korrelatsioon püsib suurema ruudusuuruseni, kui võiks oodata lihtsalt pinnahõivamise efektist.

Seega on selge, et üksikule ruudusuurusele tuginevatel koosinemise andmetest tulenev informatsioon on väga ebatäielik ja raskesti tõlgendatav. Kui asjaolud võimaldavad, on väga tulus sooritada analüüs mitme ruudusuurusega. Siit tuleneb tugev toetus regulaarse proovivaliku kasutamisele, mis tavaliselt võimaldab saada suuremate proovide andmeid külgnevate proovide grupeerimise teel. Kui olukord lubab kasutada ainult üksikut ruudusuurust, võib kvantitatiivsete andmete korral kasulik olla osakorrelatsiooni-koefitsientide arvutamine, võttes arvesse teiste ohtrate liikide arvukuse, nagu soovitas Dawson (1951). See elimineerib ruumihõivamise efekti, kuid võib, nagu on märkinud Goodall (1952 a), varjutada sõltuvused liigigruppide vahel.

Suureneva proovisuurusega seeriast pärinevate koosseisnemise andmete tõlgendamise üks raskusi võib esile tulla üleminekul esinemise ja puudumise andmetelt kvantitatiivsele korrelatsioonile. Kvantitatiivne võrdlemine on tundlikum meetod. Vaatleme kaht liiki, mis mõlemad esinevad oht-ramalt ainult mingi ala piiratud osades, kus olelusvõitlus nende liikide vahel on aktiivne (vt. joon. 19). Arvestades kahe võrdlusvõimaluse (s.o. kvalitatiivse ja kvantitatiivse) omadusi on enamasti võimatu neid mõlemaid sama andmetee-see-ria kohta edukalt rakendada. Oletagem siiski, et esine- mise ja puudumise andmed proovisuurusel, kus mõlema liigi frekventsus on lähedane 100-le, näitavad positiivset kor- relatsiooni, mis tuleneb nende ühesugusest kuuluvusest an- tud pinna erinevatele osadele. Kui nüüd proovlühikut veidi suurendada, et korrelatsioonikoefitsiendi arvut mine oleks vastuvõetav, võib ilmsiks tulla negatiivne korrelatsioon, kuna seal, kus need kaks liiki on ohtrad, on nendevahelise tugeva olelusvõitluse mõju küllaldane, et tasakaalustada üheaegseid ohtrusi mõningates proovides. Negatiivne korre- latsioon suurematel ruudusuurustel kujutab endast pinna- hõivamise efekti "ülekanandumist", mis avaldub kvantitatiiv- se võrdlemise suurema tundlikkuse tõttu.

Sellist pööret korrelatsiooni iseloomus üleminekul kor- relatsioonikoefitsiendi kasutamisele võib illustreerida Kershaw (1959) andmetega. Mäestiku jäätkarjamaade jao- tumusanalüüs 5-cm-se algprooviga (põhiühikuga - viis 1 cm vahekaugusega punkti katteväärtuse määramiseks) transektide



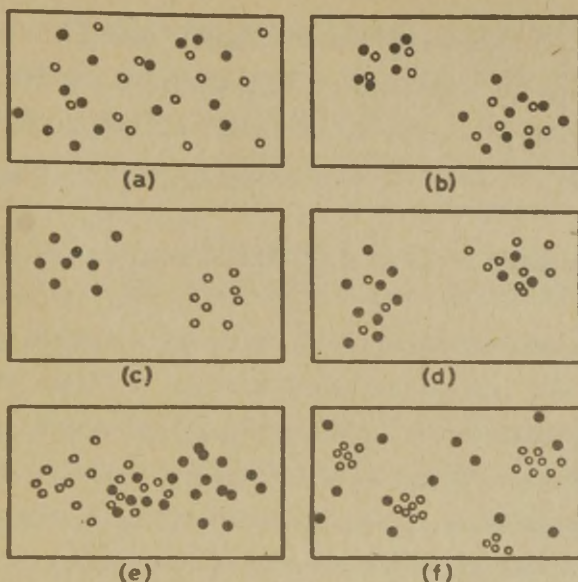
abil näitas heterogeensust liikide Agrostis tenuis, Lolium perenne ja Dactylis glomerata jaotumuses blokisuurusel 64 põhiühikut, mis tulenes Agrostis'e domineerimisest õhukese ja Lolium'i ja Dactylis'e domineerimisest tusedama mullakihiga laikudel (vt. eelmise ptk. lõpp). Koosesinemise määramine üksikute algproovide andmetes andis kõigile kolmest liigipaarist negatiivse korrelatsiooni, mida tõlgendati pinnaühivamise efektina. Blokisuurusel 8 põhiühikut andsid Dactylis - Lolium ja Agrostis - Dactylis negatiivse ning Lolium-Dactylis positiivse koosesinemise, mis peegeldab Lolium'i ja Dactylis'e sarnast reageerimist mõjuvale tegurile. Blokisuurusel 16 ühikut osutus tarvilikuks üle minna korrelatsioonikoefitsiendi arvutamisele. Enamikul uuritud pindadest korrelatsioon Lolium'i ja Dactylis'e vahel puudus, kuid kus nende üheaegne katteväärtus oli kõrge, s.o. kus võis oletada otsest liikidevahelist võitlust, avaldus negatiivne, kuigi vaevalt oluline korrelatsioon.

Lihtsate koosesinemise hinnete kõrval on tuntud märgatavat huvi, eriti loomaökoloogide hulgas, ka koosesinemise astme näitajate vastu. Kui korrelatsioonikoefitsiendi kasutamine on matemaatiliselt õigustatud, saab koosesinemise mõõduna kasutada tema väärtust. Tingimuseks on, et proovid, millele koefitsient tugineb, on juhuslikud ja et korreleeritavate näitajate jaotus vastab normaalsele. Taimkatte karakteristikute jaotus pole sageli normaalne, ja üldiselt tuleb enne korrelatsioonikoefitsiendi kasutamist koosesinemise astme mõõduna andmed kõigepealt teisendada (vt. ptk. 2). Andmete

mittenormaalsus ei mõjusta korrelatsioonikoefitsiendi kasutavust korrelatsiooni olemasolu kindlakstegemisel. Võimalustabeli tüüpi andmete jaoks on esitatud terve rida väljendusvahendeid. Paljud neist on ebarahuldavad ühest või teisest seisukohast. Küsimuse kriitiline ülevaade on antud Cole (1949) poolt (vt. ka Nash, 1950; Morisita, 1959 b; ja laiendatult osakorrelatsiooni koefitsiendile, Cole, 1957). Näib, et koosesinemise määr on informatiivne üksnes siis, kui peamine huvi koondub sama liigipaari vahelisele sõltuvusele paljudes erinevates kooslustes. Üldiselt on tähtsad korrelatsiooni olemasolu ja skaala, milles see avaldub. Kindlasti on aga üha laieneval tendentsil - arvutada koosesinemise koefitsient esinemise ja puudumise andmetest, kasutades selle väärtust korrelatsiooni olemasolu tõendina - vähe voo-  
rusi, et seda soovitada. Tavaliselt pole mitte ainult arvutuste maht suurem kui  $\chi^2$ -testi puhul, vaid kaheldava väärtusega on ka koefitsiendi suuruse hindamine selle standardvea abil, eriti väikese proovide koguarvu korral.

Pielou (1961) kasutas koosesinemisega seotud segregatsiooni mõistet, mis viitab kahe liigi läbiseigi esinemise astmele olenemata mosaiiksusskaalast (joon. 20). Sellele on lähenetud lähima naabri sõltuvuse abil. Kahe liigi populatsioonis võib eritleda nelja lähima naabri vahekorra kategooriat:

- |    |          |   |                 |   |
|----|----------|---|-----------------|---|
| 1) | Indiviid | A | lähima naabriga | A |
| 2) | "        | A | "               | B |
| 3) | "        | B | "               | A |
| 4) | "        | B | "               | B |



Joon. 20. Kuus võimalikku jaotumusviisi kahest liigist koosnevas koosluses: a) ja b) eraldamata, c) täielikult eraldatud, d) 2) ja f) osaliselt eraldatud. (Pielou, 1961, ajakirjast "The Journal of Ecology").

Tähistades sageduses neis klassides vastavalt  $f_{AA}$ ,  $f_{AB}$ ,  $f_{BA}$  ja  $f_{BB}$ , saame võimalustabeli:

Baastaim			
	Liik A	Liik B	
Liik A	$f_{AA}$	$f_{BA}$	$Na'$
Liik B	$f_{AB}$	$f_{BB}$	$Nb'$
	Na	Nb	N

(N on uuritud sõltuvuste (vaatluste) koguarv; a, b on baastaimede ja a', b' lähimate naabrite liikidele A ja B vastavad osad.)



Hinnangu teostame tavalisel teel, kasutades ühe va-  
 badusastmega  $\chi^2$ . Segregatsioon avaldub, kui sõltuvuste  
 AB ja BA vaadeldud arvud on väiksemad kui juhuslikkuse alu-  
 sel oodatav. Pielou väljendas segregatsioonikoefitsiendi

$$S = 1 - \frac{\text{sõltuvuste AB ja BA vaadeldud arv}}{\text{sõltuvuste AB ja BA teoreetiline arv}} = 1 - \frac{f_{AB} + f_{BA}}{N(a'b + ab')},$$

mille väärtused on negatiivsed, kui sõltuvused AB ja BA on  
 arvukamad kui tõenäosuse alusel oodatav. S ulatub -1-st  
 (eraldatud paaride puhul, mis koosnevad A-st ja B-st) kuni  
 +1-ni sõltuvuste AB ja BA täielikul puudumisel.

Segregatsiooni ja koosesinemise vahelist üleminekut  
 saab selgitada järgmiste näidete vaatlemisega:

Segregatsioon	Koosesinemise avaldumine ruu- du suurenemisel
Negatiivne segregatsioon (AB isoleeritud paarid)	positiivne kõigil ruudusuurustel
Mittesegregeerunud	
joon. 20(a)	puudub
joon. 20(b)	positiivne → puudub
Täielikult segregeerunud	
joon. 20(c)	negatiivne → puudub
Osaliselt segregeerunud	
joon. 20(d)	negatiivne → puudub
joon. 20(e)	negatiivne → positiivne → puudub
joon. 20(f)	negatiivne → puudub

Nii nagu taimest taimeni vahekauguste alusel saada-  
vad viited mosaiiksusele on tundlikumad väikeseskaalaliste  
efektide suhtes, on ka segregatsioon mõjustatud rohkem väi-  
kese- kui suureskaalalistest mõjutustest.

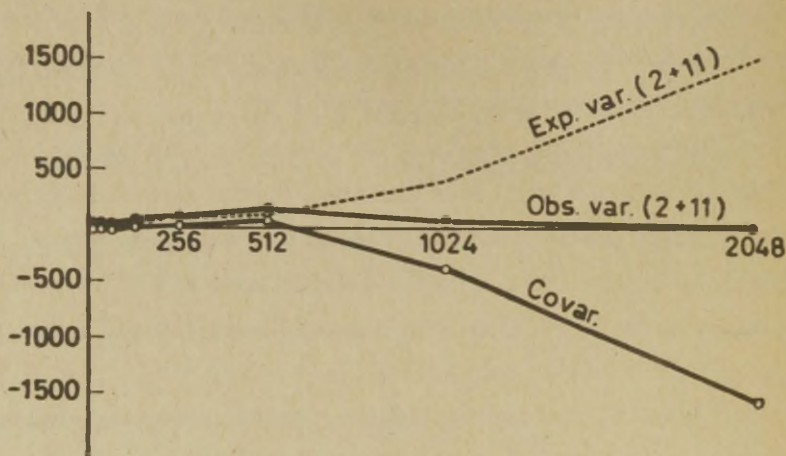
Segregatsiooni edasisel käsitlemisel soovitas Pielou  
(1962 b) võrrelda erinevate liikide andmete seeriaid teoree-  
tilise juhusliku mitmesuguste modifikatsioonidega. See on ana-  
loogiline üksiku liigi andmete sobitamisega modifitseeritud  
Poisson' jaotustega, ja allub samadele vastuväidetele (vt.lk.  
124 ).

Erinevate liikide jaotumuste võrdlemist samas proovi-  
seerias on käsitlenud Kershaw (1960, 1961). Liikide koos-  
esinemist erinevatel blokisuurustel võib uurida kas esinemi-  
se ja puudumise abil või siis vaadeldavate blokisuuruste sum-  
madele kohandatud korrelatsioonikoefitsiendiga, nagu ülalesi-  
tatud andmete puhul.

Kershaw märkis, et kahe liigi vahelist summaarset ko-  
varianssi(kodispersiooni) ennast võib analüüsida erinevatele  
blokisuurustele kuuluvate osadena. Kui kahe liigi A ja B esin-  
datus võrgu või transekti kõigis ühikutes summeeritakse, saa-  
dakse (A+B) jaotumusanalüüs. Kui korrelatsioon liikide vahel  
puudub, võrdub mingile blokisuurusele saadav varieeruvus ka-  
he liigi individuaalsete varieeruvuste summaga. Kui esineb kor-  
relatsioon, siis

$$V_{A+B} = V_A + V_B + 2 C_{AB} ,$$

kus  $C_{AB}$  tähistab kovarianssi antud blokisuurusel. Seejärel



Joon. 21. Teoreetiline (exp.) ja vaadeldud (obs.) dispersioon ning liikide 2 ja 11 kovarianss olenevalt blokisuurusest. Festuca rubra (2) ja Holcus lanatus'e (11) katvuse andmed pärinevad happelist ja lubjarikast niitu ühendavalt transektilt (Kershaw, 1961, ajakirjast "The Journal of Ecology").

saab kovarianssi võrrelda blokisuurusega (joon. 21). Kuna korrelatsioonikoefitsient võrdub

$$r = \frac{C_{AB}}{\sqrt{V_A V_B}},$$

saab seda lihtsate arvutuste järel kasutada ka kodispersiooni olulisuse hindamiseks. Selle lähenemise eeliseks on asjaolu, et eraldatud kovarieeruvus on kohandatav vaadeldud liikide vahelisele sõltuvusele ka blokisuurusel  $x$  ühikut  $2x$ -ühikuliste blokkide sees. (Korrelatsioonikoe-



fitsiendi otsene arvutamine blokkide kogusummadest kaldub olenema sõltuvusest suurematel blokisuurustel.) Meetodi puuduseks on tuletusmomentide korrelatsiooni kasutamine kõige väiksematel blokisuurustel, kus tegelikult võib olla tegemist paljude nullvaatlustega, mistõttu on vastuvõetavaks hinnang võimalustabelis.

# L I S A

Tabel 1

Binoomjaotuse dispersioon pärast nurgateisendust

a) mitmesugustele n väärtustele (osalt

Robinsoni, 1955 järgi).

n \ p						Ligikaudne väärtus ( $\frac{820.7}{n}$ )
	.5	.4 .6	.3 .7	.2 .8	.1 .9	
2	1012.5	972.0	850.5	648.0	364.5	410.3
3	575.7	566.4	530.8	449.3	288.8	273.6
4	365.6	369.4	372.6	348.8	250.1	205.2
5	253.4	261.4	279.0	282.8	222.5	164.2
9	106.7	110.6	123.3	148.1	148.9	91.2
10	94.0	96.6	106.4	125.9	136.0	82.1
16	55.2	55.7	57.8	65.8	81.6	51.3
20	43.4	43.5	44.5	48.8	63.5	41.0
25	34.3	34.6	35.3	36.7	47.3	32.8
30	28.2	28.4	28.7	29.9	36.7	27.4

b) täpne tabel juhaks kui  $n = 5$  (Greig-Smith, 1961 c,  
ajakirjast The Journal of Ecology)

p	.01	.02	.03	.04	.05	.06	.07	.08	.09	.10
0	33.8	64.5	92.3	117.5	140.2	160.6	178.9	195.1	209.6	222.5
.1	233.5	243.3	251.5	259.1	265.3	270.4	274.7	278.1	280.8	282.8
.2	284.2	285.0	285.4	285.4	284.9	284.2	283.2	282.0	280.5	279.0
.3	277.3	275.5	273.8	271.9	270.0	268.2	266.4	264.7	263.0	261.4
.4	260.0	258.6	257.5	256.4	255.5	254.8	254.1	253.8	253.4	253.4



Tabel 2

Ulatuvus erineva proovide arvu korral  
(Pearsoni ja Hartley, 1954 järgi).

Ulatuvus on väljendatud populatsiooni  
standardvea ühikutes.

Proovi suurus	Ulatu- vus	Proovi suurus	Ulatu- vus	Proovi suurus	Ulatu- vus	Proovi suurus	Ulatu- vus
2	1.128	9	2.970	16	3.532	23	3.858
3	1.693	10	3.078	17	3.588	24	3.895
4	2.059	11	3.173	18	3.640	25	3.931
5	2.326	12	3.258	19	3.689	50	4.498
6	2.534	13	3.336	20	3.735	100	5.015
7	2.704	14	3.407	21	3.778		
8	2.847	15	3.472	22	3.819		

Tabel 3

 $e^{-m}$ 

m	0	0.01	0.02	0.03	0.04	0.05	0.06	0.07	0.08	0.09
0	1.0000	.9900	.9802	.9704	.9608	.9512	.9418	.9324	.9231	.9139
0.1	.9048	.8958	.8869	.8781	.8694	.8607	.8521	.8437	.8353	.8270
0.2	.8187	.8106	.8025	.7945	.7866	.7788	.7710	.7634	.7558	.7483
m	0.0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9
0	1.0000	.9048	.8187	.7408	.6703	.6065	.5488	.4966	.4493	.4066
1	.3679	.3329	.3012	.2725	.2466	.2231	.2019	.1827	.1653	.1496
2	.1353	.1225	.1108	.1003	.0907	.0821	.0743	.0672	.0608	.0550
3	.0498	.0450	.0408	.0369	.0334	.0302	.0273	.0247	.0224	.0202
4	.0183	.0166	.0150	.0136	.0123	.0111	.0101	.0091	.0082	.0074
5	.0067	.0061	.0055	.0050	.0045	.0041	.0037	.0033	.0030	.0027
6	.0025	.0022	.0020	.0018	.0017	.0015	.0014	.0012	.0011	.0010
7	.00091	.00082	.00075	.00068	.00061	.00055	.00050	.00045	.00041	.00037
8	.00033	.00030	.00027	.00025	.00022	.00020	.00018	.00017	.00015	.00014
9	.00012	.00011	.00010	.00009	.00008	.00007	.00007	.00006	.00005	.00005

Poisson' jaotuse eriti täielikud tabelid trükkis Defense Systems Department,  
General Electric Company (1962).

Tabel 4

$$\sqrt{\frac{2}{N-1}}$$

N	$\sqrt{\frac{2}{N-1}}$	N	$\sqrt{\frac{2}{N-1}}$
10	.4714	100	.1421
20	.3640	150	.1159
30	.2626	200	.1003
40	.2265	250	.08962
50	.2020	300	.08179
60	.1841	400	.07080
70	.1703	500	.06331
80	.1591	1000	.04474
90	.1499		



Tabel 5

$$\phi = \frac{2n_0 n_2}{n_1^2} \quad \text{olulisuse piirid}$$

$n_0, n_1, n_2$  - rüntude arvud, mis sisaldavad vastavalt 0, 1, 2 isendit (Moore, 1953, ajakirjast *Annales of Botany*, London).

$N$  - rüntude koguarv.

$$R = \frac{n_0 + n_1 + n_2}{N} \times 100$$

Tabelis toodud arv võrdub keskmise  $\phi$  ja selle kahekordse standardvea summaga, s.o. ligikaudu 5 %-sed olulisuse piirid.

Keskmine arv ruudus	0.5	1.0	1.5	2.0	2,5	
R	99	92	81	68	54	
N	50	2.70	2.40	2.46	2.66	2.98
	100	2.16	1.95	1.99	2.13	2.34
	200	1.80	1.66	1.68	1.77	1.92
	300	1.65	1.53	1.55	1.62	1.74
	400	1.55	1.46	1.47	1.54	1.63
	500	1.49	1.41	1.42	1.48	1.56

Tabel 6

Erinevatele protsentuaalse frekventsuse väärtustele vastavad  
juhusliku jaotumuse tihedused

F%	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0.	.0100	.0202	.0304	.0409	.0512	.0608	.0726	.0844	.0943
10	.1053	.1165	.1278	.1392	.1508	.1625	.1744	.1863	.1984	.2108
20	.2231	.2356	.2484	.2614	.2744	.2877	.3011	.3147	.3285	.3425
30	.3567	.3711	.3857	.4005	.4155	.4308	.4463	.4620	.4780	.4943
40	.5108	.5277	.5447	.5621	.5798	.5978	.6161	.6349	.6539	.6733
50	.6931	.7133	.7400	.7560	.7765	.7985	.8210	.8440	.8675	.8916
60	.9163	.9416	.9676	.9942	1.0216	1.0498	1.0783	1.1087	1.1394	1.1712
70	1.2040	1.2379	1.2730	1.3093	1.3471	1.3863	1.4271	1.4697	1.5141	1.5606
80	1.6094	1.6607	1.7148	1.7720	1.8326	1.8971	1.9661	2.0402	2.1203	2.2073
90	2.3026	2.4079	2.5257	2.6593	2.8134	2.9957	3.2189	3.5065	3.9120	4.6052

F%	99.1	99.2	99.3	99.4	99.5	99.6	99.7	99.8	99.9
	4.7105	4.8283	4.9618	5.1160	5.2983	5.5215	5.8091	6.2146	6.9078

Tabel 7

Juhusliku jaotumuse vaadeldud ja teoreetilise dispersiooni suhte 95 %-lised usaldus-  
piirid jaotumusviisi analüüsil (Greig-Smith, 1961 c, ajakirjast  
„The Journal of Ecology“).

Vabadusastmed	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14
Alumine piir	0.00	0.03	0.07	0.12	0.17	0.21	0.24	0.27	0.30	0.32	0.35	0.40
Ülemine piir	5.02	3.69	3.12	2.79	2.57	2.41	2.29	2.19	2.11	2.05	1.94	1.87
Vabadusastmed	15	16	18	20	24	28	30	32	36	40	48	56
Alumine piir	0.42	0.43	0.45	0.48	0.52	0.55	0.56	0.57	0.59	0.61	0.64	0.66
Ülemine piir	1.83	1.80	1.75	1.71	1.64	1.59	1.57	1.55	1.51	1.48	1.44	1.40
Vabadusastmed	60	64	72	80	96	112	120	128	144	160	192	224
Alumine piir	0.67	0.68	0.70	0.71	0.74	0.75	0.75	0.77	0.78	0.79	0.81	0.82
Ülemine piir	1.39	1.38	1.35	1.33	1.30	1.27	1.26	1.26	1.24	1.23	1.21	1.19
Vabadusastmed	256	288	320	384	448	480	512	576	640	768	896	960
Alumine piir	0.83	0.84	0.85	0.86	0.87	0.88	0.88	0.89	0.89	0.90	0.91	0.91
Ülemine piir	1.18	1.17	1.16	1.15	1.13	1.13	1.13	1.12	1.11	1.10	1.09	1.09
Vabadusastmed	1024	1152	1280	1536								
Alumine piir	1.91	0.92	0.92	0.93								
Ülemine piir	1.09	1.08	1.08	1.07								



Tabel 8

Tõenäosus selleks, et mingile  $\chi^2$  väärtusele vastav  $S$  saavutab või ületab etteantud väärtuse. (Esitatud on ainult positiivsed väärtused, negatiivsed tulenevad sümmeetria põhjal. Kendall, 1948, kirjastuselt Charles Griffin & Co. Ltd.)

s	n väärtused				s	n väärtused		
	4	5	8	9		6	7	10
0	0.625	0.592	0.548	0.540	1	0.500	0.500	0.500
2	0.375	0.408	0.452	0.460	3	0.360	0.386	0.431
4	0.167	0.242	0.360	0.381	5	0.235	0.281	0.364
6	0.042	0.117	0.274	0.306	7	0.136	0.191	0.300
8		0.042	0.199	0.238	9	0.068	0.119	0.242
10		0.0 <sup>2</sup> 83	0.138	0.179	11	0.028	0.068	0.190
12			0.089	0.130	13	0.0 <sup>2</sup> 83	0.035	0.146
14			0.054	0.090	15	0.0 <sup>2</sup> 14	0.015	0.108
16			0.031	0.060	17		0.0 <sup>2</sup> 54	0.078
18			0.016	0.038	19		0.0 <sup>2</sup> 14	0.054
20			0.0 <sup>2</sup> 71	0.022	21		0.0 <sup>3</sup> 20	0.036
22			0.0 <sup>2</sup> 28	0.012	23			0.023
24			0.0 <sup>3</sup> 87	0.0 <sup>2</sup> 63	25			0.014
26			0.0 <sup>3</sup> 19	0.0 <sup>2</sup> 29	27			0.0 <sup>2</sup> 83
28			0.0 <sup>4</sup> 25	0.0 <sup>2</sup> 12	29			0.0 <sup>2</sup> 46
30				0.0 <sup>3</sup> 43	31			0.0 <sup>2</sup> 23
32				0.0 <sup>3</sup> 12	33			0.0 <sup>2</sup> 11
34				0.0 <sup>4</sup> 25	35			0.0 <sup>3</sup> 47
36				0.0 <sup>5</sup> 28	37			0.0 <sup>3</sup> 18
					39			0.0 <sup>4</sup> 58
					41			0.0 <sup>4</sup> 15
					43			0.0 <sup>5</sup> 28
					45			0.0 <sup>6</sup> 28

Järjestikused nullid on tähistatud astmena, näit. 0.0<sup>3</sup>47 tähistab arvu 0.00047.

## KIRJANDUS

- ABERDEEN, J.E.C. (1954). Estimation of basal or cover areas in plant ecology. Aust. J. Sci., 17, 35-36.
- ABERDEEN, J.E.C. (1955). Quantitative methods for estimating the distribution of soil fungi. Pap. Dep. Bot. Univ. Qd, 3, 83-96.
- ABERDEEN, J.E.C. (1958). The effect of quadrat size, plant size and plant distribution on frequency estimates in plant ecology. Aust. J. Bot., 6, 47-58.
- ANDERSON, D.J. (1960). A comparison of some upland plant communities with particular reference to their structure. Ph.D. thesis. University of Wales.
- ANDERSON, D.J. (1963). The structure of some upland plant communities in Caernarvonshire. III. The continuum analysis. J. Ecol., 51, 403-414.
- ARCHIBALD, E.E.A. (1948). Plant populations. I. A new application of Neyman's contagious distribution. Ann. Bot., Lond., N.S. 12, 221-235.
- ARCHIBALD, E.E.A. (1950). Plant populations. II. The estimation of the number of individuals per unit area of species in heterogeneous plant populations. Ann. Bot., Lond., N.S. 14, 7-21.
- ARCHIBALD, E.E.A. (1952). A possible method for estimating

- the area covered by the basal parts of plants. S. Afr. J. Sci., 48, 286-292.
- ASHBY, E. (1935). The quantitative analysis of vegetation. Ann. Bot., Lond., 49, 779-802.
- ASHBY, E. (1936). Statistical ecology. Bot. Rev., 2, 221-235.
- ASHBY, E. (1948). Statistical ecology. II. A reassessment. Bot. Rev., 14, 222-234.
- BARNES, H. and STANBURY, F.A. (1951). A statistical study of plant distribution during the colonization and early development of vegetation on china clay residues. J. Ecol., 39, 171-181.
- BARTLETT, M.S. (1936). Some examples of statistical methods of research in agriculture and applied biology. Suppl. J. R. statist. Soc., 4, 137-183.
- BITTERLICH, W. (1948). Die Winkelzählprobe. Allg. Forst- u. Holzw. Ztg, 59, 4-5.
- BLACKMAN, G.E. (1935). A study by statistical methods of the distribution of species in grassland associations. Ann. Bot., Lond., 49, 749-777.
- BLACKMAN, G.E. (1942). Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. Ann. Bot., Lond., N.S. 6, 351-370.
- BORMANN, F.H. (1953). The statistical efficiency of sample



plot size and shape in forest ecology. Ecology, 34, 474-487.

BOURDEAU, P.F. (1953). A test of random versus systematic ecological sampling. Ecology, 34, 499-512.

BRAY, J.R. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. Ecology, 37, 21-28.

BRAY, J.R. (1962). Use of non-area analytic data to determine species dispersion. Ecology, 43, 328-333.

BROWN, D. (1954). Methods of surveying and measuring vegetation. Bull. Bur. Past., Hurley, 42.

CLAPHAM, A.R. (1932). The form of the observational unit in quantitative ecology. J. Ecol., 20, 192-197.

CLAPHAM, A.R. (1936). Over-dispersion in grassland communities and the use of statistical methods in plant ecology. J. Ecol., 24, 232-251.

CLARK, P.J. (1956). Grouping in spatial distributions. Science, 123, 373-374.

CLARK, P.J. and EVANS, F.C. (1954a). Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35, 445-453.

CLARK, P.J. and EVANS, F.C. (1954b). On some aspects of spatial pattern in biological populations. Science, 121, 397-398.

COCHRAN, W.G. (1954). Some methods for strengthening the common  $\chi^2$  tests. Biometrics, 4, 417-451.

- COCHRAN, W.G. (1963). Sampling techniques. 2nd edn. New York and London.
- COCHRAN, W.G. and COX, G.M. (1944). Experimental design. Mimeographed. (Quoted from Snedecor, 1946).
- COLE, L.C. (1949). The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30, 411-424.
- COLE, L.C. (1957). The measurement of partial interspecific association. *Ecology*, 38, 226-233.
- COTTAM, G. (1947). A point method for making rapid surveys of woodlands. *Bull. ecol. Soc. Amer.*, 28, 60.
- COTTAM, G. and CURTIS, J.T. (1948). The use of the punched card method in phytosociological research. *Ecology*, 29, 516-519.
- COTTAM, G. and CURTIS, J.T. (1949). A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. *Ecology*, 30, 101-104.
- COTTAM, G. and CURTIS, J.T. (1955). Correction for various exclusion angles in the random pairs method. *Ecology*, 36, 767.
- COTTAM, G. and CURTIS, J.T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, 37, 451-460.
- COTTAM, G., CURTIS, J.T. and HALE, B.W. (1953). Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. *Ecology*, 34, 741-757.

- CURTIS, J.T. (1955). A note on recent work dealing with the spatial distribution of plants. *J. Ecol.*, 43, 309.
- CURTIS, J.T. and MCINTOSH, R.P. (1950). The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31, 434-455.
- DAVID, F.N. and MOORE, P.G. (1954). Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 18, 47-53.
- DAVID, F.N. and MOORE, P.G. (1957). A bivariate test for the clumping of supposedly random individuals. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 21, 315-320.
- DAWSON, G.W.P. (1951). A method for investigating the relationship between the distribution of individuals of different species in a plant community. *Ecology*, 32, 332-334.
- DE VRIES, D.M. and DE BOER, T.A. (1959). Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application. *Herb. Abstr.*, 29, 1-7.
- DICE, L.R. (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, 26, 297-302.
- DICE, L.R. (1952). Measure of the spacing between individuals within a population. *Contr. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich.*, 55, 1-23.
- DIX, R.L. (1961). An application of the point-centred quarter method to the sampling of grassland vegetation.



J. Range Mgmt., 14, 63-69.

DIXON, W.J. and MASSEY, F.J. (1957). Introduction to statistical analysis. 2nd edn. New York.

ELLISON, L. (1942). A comparison of methods of quadratting short-grass vegetation. J. agric. Res., 64, 595-614.

ERICKSON, R.O. and STEHN, J.R. (1945). A technique for analysis of population density data. Amer. midl. Nat., 33, 781-787.

EVANS, D.A. (1953). Experimental evidence concerning contagious distributions in ecology. Biometrika, 40, 186-211.

EVANS, F.C. (1952). The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. Contr. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich., 54, 1-15.

FELLER, W. (1943). On a general class of 'contagious' distributions. Ann. math. Statist., 14, 389-400.

FINNEY, D.J. (1948). Random and systematic sampling in timber surveys. Forestry, 22, 64-99.

FINNEY, D.J. (1950). An example of periodic variation in forest sampling. Forestry, 23, 96-111.

FISHER, R.A. (1941). Statistical methods for research workers. 8th edn. Edinburgh and London.

FISHER, R.A. and YATES, F. (1943). Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 2nd edn. London and Edinburgh.

- FRACKER, S.B. and BRISCHLE, H.A. (1944). Measuring the local distribution of *Ribes*. *Ecology*, 25, 283-303.
- FREEMAN, M.F. and TURKEY, J.W. (1950). Transformations related to the angular and the square root. *Ann. math. Statist.*, 21, 607-611.
- GLEASON, H.A. (1925). Species and area. *Ecology*, 6, 66-74.
- GOODALL, D.W. (1952a). Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.*, 27, 194-245.
- GOODALL, D.W. (1952b). Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. *Aust. J. sci. Res. Ser. B*, 5, 1-41.
- GOODALL, D.W. (1953c). Point quadrat methods for the analysis of vegetation. The treatment of data for tussock grasses. *Aust. J. Bot.*, 1, 457-461.
- GOODALL, D.W. (1961). Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area. *Aust. J. Bot.*, 9, 162-196.
- GOODALL, D.W. (1962). Bibliography of statistical plant sociology. *Excerpta bot. Sect. B*, 4, 253-322.
- GREIG-SMITH, P. (1952a). The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 16, 293-316.
- GREIG-SMITH, P. (1952b). Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities. *J. Ecol.*,

40, 316-330.

GREIG-SMITH, P. (1961a). The use of pattern analysis in ecological investigations. Recent advances in botany, 2, pp. 1354-1358. Toronto.

GREIG-SMITH, P. (1961c). Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. J. Ecol., 49, 695-702.

GREIG-SMITH, P., KERSHAW, K.A. and ANDERSON, D.J. (1963). The analysis of pattern in vegetation: a comment on a paper by D.W. Goodall. J. Ecol., 51, 223-229.

GROSENBAUGH, L.R. (1952a). Plotless timber estimates - new, fast, easy. J. For., 50, 32-37.

GROSENBAUGH, L.R. (1952b). Shortcuts for cruisers and scalers. Occ. Pap. Sth. For. Exp. Sta., 126, 1-24.

HAMILTON, K.C. and BUCHHOLTZ, K.P. (1955). Effect of rhizomes of quackgrass (*Agropyron repens*) and shading on the seedling development of weedy species. Ecology, 36, 304-308.

HANSON, H.C. (1934). A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western North Dakota. J. agric. Res., 49, 815-842.

HASEL, A.A. (1938). Sampling error in timber surveys. J. agric. Res., 57, 713-736.

HOPE-SIMPSON, J.F. (1940). On the errors in the ordinary use of subjective frequency estimations in grassland.



J. Ecol., 28, 193-209.

HOPKINS, B. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot., Lond.*, N.S. 18, 213-227.

HUTCHINGS, S.S. and HOLMGREN, R.C. (1959). Interpretation of loopfrequency data as a measure of plant cover. *Ecology*, 40, 668-677.

JOHNSTON, A. (1957). A comparison of the line interception, vertical point quadrat, and loop methods as used in measuring basal area of grassland vegetation. *Canad. J. plant Sci.*, 37, 34-42.

JONES, E.W. (1945). The regeneration of Douglas Fir, *Pseudotsuga taxifolia* Britt., in the New Forest. *J. Ecol.*, 33, 44-56.

JONES, E.W. (1955-6). Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *J. Ecol.*, 43, 564-594, 44, 83-117.

KEMP, C.D. and KEMP, A.W. (1956). The analysis of point quadrat data. *Aust. J. Bot.*, 4, 167-174.

KENDALL, M.G. (1948). Rank correlation methods. London.

KERSHAW, K.A. (1957a). The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecology*, 38, 291-299.

KERSHAW, K.A. (1957b). A study of pattern in certain

- plant communities. Ph. D. thesis. University of Wales.
- KERSHAW, K.A. (1958). An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis*. J. Ecol., 46, 571-592.
- KERSHAW, K.A. (1959). An investigation of the structure of a grassland community. II. The pattern of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. III. Discussion and conclusions. J. Ecol., 47, 31-53.
- KERSHAW, K.A. (1960). The detection of pattern and association. J. Ecol., 48, 233-242.
- KERSHAW, K.A. (1961). Association and co-variance analysis of plant communities. J. Ecol., 49, 643-654.
- KRISHNA IYER, P.V. (1948). The theory of probability distribution of points on a line. J. Indian Soc. agric. Statist., 1, 173-195.
- KRISHNA IYER, P.V. (1950). The theory of probability distributions of points on a lattice. Ann. math. Statist., 21, 198-217.
- KYLIN, H. (1926). Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Notiser (1926), 81-180.
- LEVY, E.B. (1933). Technique employed in grassland research in New Zealand. I. Strain testing and strain building. Bull. Bur. Pl. Genet. Aberystw., 11, 6-16.
- LEVY, E.B. and MADDEN, E.A. (1933). The point method of pasture analysis. N.Z.J. Agric., 46, 267-279.

- LINDSEY, A.A., BARTON, J.D. and MILES, S.R. (1958). Field efficiencies of forest sampling methods. *Ecology*, 39, 428-444.
- LYNCH, D.W. and SCHUMACHER, F.X. (1941). Concerning the dispersion of natural regeneration. *J. For.*, 39, 49-51.
- MCGINNIES, W.G. (1934). The relation between frequency index and abundance as applied to plant populations in a semi-arid region. *Ecology*, 15, 263-282.
- MCINTYRE, G.A. (1953). Estimation of plant density using line transects. *J. Ecol.*, 41, 319-330.
- MAINLAND, D., HERRERA, L. and SUTCLIFFE, M.I. (1956). Statistical tables for use with binomial samples - contingency tests, confidence limits and sample size estimates. New York University College of Medicine.
- MOORE, P.G. (1953). A test for non-randomness in plant populations. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 17, 57-62.
- MOORE, P.G. (1954). Spacing in plant populations. *Ecology*, 35, 222-227.
- MORISITA, M. (1954). Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E.*, 1, 187-197.
- MORISITA, M. (1957). A new method for the estimation of density by the spacing method applicable to non-randomly distributed populations. *Seiro-Seitai*, 7, 134-144.



- MORISITA, M. (1959a). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E, 2, 215-235.
- MORISITA, M. (1959b). Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E, 3, 65-80.
- MORONEY, M.J. (1951). Facts from figures. Penguin Books, Harmondsworth.
- MOSTELLER, F. and YOUTZ, C. (1961). Tables of the Freeman-Tukey transformations for the binomial and Poisson distributions. Biometrika, 48, 433-440.
- MOUNTFORD, M.D. (1961). On E.C. Pielou's index of non-randomness. J. Ecol., 49, 271-276.
- MYERS, E. and CHAPMAN, V.J. (1953). Statistical analysis applied to a vegetation type in New Zealand. Ecology, 34, 175-185.
- NASH, C.B. (1950). Associations between fish species in tributaries and shore waters of western Lake Erie. Ecology, 31, 561-566.
- NEYMAN, J. (1939). On a new class of contagious distributions applicable in entomology and bacteriology. Ann. math. Statist., 10, 35-57.
- NIELEN, G.C.J.F. and DIRVEN, J.G.P. (1950). De nauwkeurigheid van de plantensociologische  $1/4 \text{ dm}^2$  frequentiemethode. (The accuracy of the  $25 \text{ cm}^2$  specific frequency).

- cy method). Versl. landbouwk. Onderz, 56 (13), 1-27.
- NUMATA, M. (1949). The basis of sampling in the statistics of plant communities. - Studies on the structure of plant communities. III. Bot. Mag., Tokyo, 62, 35-38.
- NUMATA, M. (1954). Some special aspects of the structural analysis of plant communities. J. Coll. Arts Sci., Chiba Univ., 1, 194-202.
- OGAWA, H., YODA, K. and KIRA, T. (1961). A preliminary survey on the vegetation of Thailand. In Nature and life in southeast Asia ed. T. Kira and T. Umesao, vol. I, pp. 22-157, Kyoto.
- OSVALD, H. (1947). Växternas vapen i kampen om utrymet. Växtodling, 2, 288-303.
- PALLEY, M.N. and HORWITZ, L.G. (1961). Properties of some random and systematic point sampling estimators. For. Sci., 7, 52-65.
- PARKER, K.W. (1950). Report on 3-step method for measuring condition and trend of forest ranges. U.S. Forest Service, Washington D.C., 68pp. (processed). (Quoted from Hutchings and Holmgren, 1959)
- PARKER, K.W. (1951). A method for measuring trend in range condition on national forest ranges. U.S. Forest Service, Washington D.C., 26pp. (processed). (Quoted from Hutchings and Holmgren, 1959)
- PEARCE, S.C. (1958). Some recent applications of multivari-

- ate analysis to data from fruit trees. Rep. E. Malling Res. Sta., 1958, 73-76.
- PEARSON, E.S. and HARTLEY, H.O. (1954). Biometrika tables for statisticians. Vol. 1. 4th edn. Cambridge.
- PEARSON, K. (1934). Tables of the Incomplete Beta-Function. Biometrika, London.
- PECHANEC, J.F. and STEWART, G. (1940). Sagebrush-grass range sampling studies: size and structure of sampling unit. J. Amer. Soc. Agron., 32, 669-682.
- PHILLIPS, M.E. (1953). Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. I. The rhizome system. J. Ecol., 41, 295-318.
- PHILLIPS, M.E. (1954a). Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion. J. Ecol., 42, 187-210.
- PHILLIPS, M.E. (1954b). Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. III. The leafy shoot. New Phytol., 53, 312-343.
- PIDGEON, I.M. and ASHBY, E. (1940). Studies in applied ecology. I. A statistical analysis of regeneration following protection from grazing. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 65, 123-143.
- PIDGEON, I.M. and ASHBY, E. (1942). A new quantitative method of analysis of plant communities. Aust. J. Sci., 5, 19-21.



- PIELOU, E.C. (1957). The effect of quadrat size on the estimation of the parameter of Neyman's and Thomas's distribution. *J. Ecol.*, 45, 31-47.
- PIELOU, E.C. (1959). The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *J. Ecol.* 47, 607-613.
- PIELOU, E.C. (1960). A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *J. Ecol.*, 48, 575-584.
- PIELOU, E.C. (1961). Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbour relations. *J. Ecol.*, 49, 255-269.
- PIELOU, E.C. (1962a). The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *J. Ecol.*, 50, 357-368.
- PIELOU, E.C. (1962b). Runs of one species with respect to another in transects through plant populations. *Biometrics*, 18, 579-593.
- PÓLYA, G. (1930). Sur quelques points de la théorie des probabilités. *Ann. Inst. Poincaré*, I, 117-161.
- PRESTON, F.W. (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29, 254-283.
- RAUNKIAER, C. (1934). The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford.
- RICE, E.I. and PENFOUND, W.T. (1955). An evaluation of the

- variable-radius and paired-tree methods in the black-jack post oak forest. *Ecology*, 36, 315-320.
- RICHARDS, P.W., TANSLEY, A.G. and WATT, A.S. (1940). The recording of structure, life form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. *J. Ecol.*, 28, 224-239.
- ROBINSON, P. (1954). The distribution of plant populations. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 18, 35-45.
- ROBINSON, P. (1955). The estimation of ground cover by the point quadrat method. *Ann. Bot., Lond., N.S.* 19, 59-66.
- SAMPFORD, M.R. (1962). An introduction to sampling theory with applications to agriculture. Edinburgh.
- SHANKS, R.E. (1954). Plotless sampling trials in Appalachian forest types. *Ecology*, 35, 237-244.
- SIMPSON, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature, Lond.*, 163, 688.
- SINGH, B.N. and DAS, K. (1938). Distribution of weed species on arable land. *J. Ecol.* 26, 455-466.
- SKELLAM, J.G. (1952). Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern. *Biometrika*, 39, 346-362.
- SMITH, A.D. (1944). A study of the reliability of range vegetation estimates. *Ecology*, 25, 441-448.
- SNEDECOR, G.W. (1946). Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. 4th edn. Ames, Iowa.

- STEIGER, T.L. (1930). Structure of prairie vegetation. Ecology, 11, 170-217.
- STEVENS, W.L. (1937). Significance of grouping. Ann. Eug., Lond., 8, 57-69.
- STEWART, G. and KELLER, W. (1936). A correlation method for ecology as exemplified by studies of native desert vegetation. Ecology, 17, 500-514.
- 'STUDENT' (1919). An explanation of deviations from Poisson's law in practice. Biometrika, 12, 211-215.
- SVEDBERG, T. (1922). Ett bidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien. Svensk bot. Tidskr., 16, 1-8.
- THOMAS, M. (1949). A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology. Biometrika, 36, 18-25.
- THOMPSON, H.R. (1955). Spatial point processes, with applications to ecology. Biometrika, 42, 102-115.
- THOMPSON, H.R. (1956). Distribution of distance to nth neighbour in a population of randomly distributed individuals. Ecology, 37, 391-394.
- THOMPSON, H.R. (1958). The statistical study of plant patterns using a grid of quadrats. Aust. J. Bot., 6, 322-343.
- THOMPSON, G.W. (1952). Measures of plant aggregation based on contagious distributions. Contr. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich., 53, 1-16.



- TIDMARSH, C.E.M. and HAVANGA, C.M. (1955). The wheel-point method of survey and measurement of semi-open grasslands and karoo vegetation in South Africa. Mem. bot. Surv. S. Afr., 29, pp iv+49.
- TINNEY, F.W., AAMODT, O.S. and AHLGREN, H.L. (1937). Preliminary report of a study on methods used in botanical analyses of pasture swards. J. Amer. Soc. Agron., 29, 835-840.
- WATT, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. J. Ecol., 35, 1-22.
- WARREN WILSON, J. (1959a). Analysis of the spatial distribution of foliage by two-dimensional point quadrats. New Phytol., 58, 92-101.
- WARREN WILSON, J. (1959b). Analysis of the distribution of foliage area in grassland. In The measurement of grassland productivity, ed. J.D. Ivins, pp. 51-61. London.
- WARREN WILSON, J. (1960). Inclined point quadrats. New Phytol., 59, 1-8.
- WENT, F.W. (1942). The dependence of certain annual plants on shrubs in Southern California deserts. Bull. Torrey. bot. Cl., 69, 100-114.
- WEST, O. (1937). An investigation of the methods of botanical analysis of pasture. S. Afr. J. Sci., 33, 501-559.
- WHITFORD, P.B. (1949). Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. Ecology, 30,

199-208.

WILLIAMS, C.B. (1950). The application of the logarithmic series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats. *J. Ecol.*, 38, 107-138.

WINKWORTH, R.E. (1955). The use of point quadrats for the analysis of heathland. *Aust. J. Bot.*, 3, 68-81.

WINKWORTH, R.E. and GOODALL, D.W. (1962). A **crosswire** sighting tube for point quadrat analysis. *Ecology*, 43, 342-343.

# A U T O R I T E I N D E X S

Aamodt, O.S., 200  
 Aberdeen, J.E.C., 29, 94, 183  
 Ahlgren, H.L., 200  
 Anderson, D.J., 143, 183, 190,  
 Archibald, E.E.A., 29, 121, 122, 124, 183  
 Ashby, E., 26, 94, 124, 125, 129, 130, 184, 196  
 Barnes, H., 121, 122, 125, 184  
 Barlett, M.S., 55, 90, 131, 132, 184  
 Barton, J.D., 193  
 Bitterlick, W., 76, 184  
 Blackman, G.E., 25, 28, 50, 88-90, 184  
 Bliss, C.I., 60  
 Bormann, F.H., 43, 184  
 Bourdeau, P.F., 34, 36, 185  
 Bray, J.R., 111, 162, 185  
 Brischle, H.A., 96, 105, 121, 189  
 Brown, D., 11, 35, 185  
 Buchholtz, K.P., 144, 190  
 Chapman, V.J., 43, 194  
 Clapham, A.R., 43, 89, 120, 185  
 Clark, P.J., 71, 106, 110, 185  
 Cochran, W.G., 31, 52, 88, 185, 186  
 Cole, L.C., 147, 168, 186  
 Cottam, G., 10, 71-75, 106, 108, 147, 186  
 Cox, G.M., 52, 186  
 Curtis, J.T., 10, 71-75, 99, 103, 108, 122, 147, 186, 187  
 Das, K., 125, 198  
 David, F.N., 90, 94, 119, 187  
 Dawson, G.W.P., 165, 187  
 De Boer, T.A., 62, 187



Defense Systems Department, General Electric  
 Company (1962), 182  
 De Vries, D.M., 62,187  
 Dice, L.R., 106,147,187  
 Dirven, J.G.P., 62,65,194  
 Dix, R.L., 73,187  
 Dixon, W.J., 71,188  
 Ellison, L., 38,188  
 Erickson, R.O., 126,188  
 Evans, D.A., 122,188  
 Evans, F.C., 71,101,106,110,142,185,188  
 Feller, W., 119,126,188  
 Finney, D.J., 34,188  
 Fisher, R.A., 37,58-60,115,158,188  
 Fracker, S.B., 96,105,121,189  
 Freeman, M.F., 60,189  
 Gleason, H.A., 147,189  
 Goodall, D.W., 9,12-14,25,36-39,62-64,67,68,81,123,  
 128,142,165,189,201  
 Greig-Smith, P., 37,82,90,103,129-131,133,135-137,  
 142,148,175,181,189,190,  
 Grosenbaugh, L.R., 76,190  
 Hamilton, K.C., 144,190  
 Hanson, H.C., 159,190  
 Hartley, H.O., 59,176,196  
 Hasel, A.A., 34,190  
 Havanga, C.M., 64,200  
 Herrera, L., 193  
 Holmgren, R.C., 63,191  
 Hope-Simpson, J.F., 5,190  
 Hopkins, B., 106-109,191  
 Horwitz, L.G., 76,195  
 Hutchings, S.S., 63,191  
 Johnston, A., 63,191  
 Jones, E.W., 103,104,117,129,147,191  
 Kemp, A.W., 127,191

Kemp, C.D., 127, 191  
Kendall, M.G., 159, 160, 182, 191  
Kershaw, K.A., 132-136, 138, 159, 166, 171, 172, 191, 192  
Kira, T., 195  
Krishna, Iyer, P.V., 118, 192  
Kylin, H., 10, 23, 26, 192  
Levy, E.B., 63, 192  
Lindsey, A.A., 76, 193  
Lynch, D.W., 25, 193  
McGinnies, W.G., 96, 193  
McIntosh, R.P., 99, 103, 187  
McIntyre, G.A., 68, 193  
Madden, E.A., 63, 192  
Mainland, D., 55, 59, 193  
Massey, F.J., 71, 188  
Miles, S.R., 193  
Moore, P.G., 90, 92-95, 103-107, 119, 179, 187, 193  
Morisita, M., 71, 73-74, 97, 98, 142, 168, 193, 194  
Moroney, M.J., 71, 194  
Mosteller, F., 60, 194  
Mountford, M.D., 107, 191  
Myers, E., 43, 194  
Nash, C.B., 168, 194  
Neyman, J., 121, 122, 124, 194  
Nielen, G.C.J.F., 62, 65, 194  
Numata, M., 92, 195  
Ogawa, H., 142, 195  
Ogvald, H., 144, 195  
Palley, M.N., 76, 195  
Parker, K.W., 63, 195  
Pearce, S.C., 30, 195  
Pearson, E.S., 59, 176, 196  
Pearson, K., 108, 196  
Pechanec, J.F., 36, 196  
Penfound, W.T., 76, 197  
Phillips, M.E., 30, 138-141, 196

Pidgeon, I.M., 124, 130, 196  
 Pielou, E.C., 72, 86, 106, 107, 110, 126, 168-171, 197  
 Pólya, G., 87, 119, 197  
 Preston, F.W., 27, 197  
 Raunkiaer, C.I., 4, 25-27, 197  
 Rice, E.L., 76, 197  
 Richards, P.W., 9, 198  
 Robinson, P., 122, 124, 127, 174, 198  
 Sampford, M.R., 31, 198  
 Schumacher, F.X., 25, 193  
 Shanks, R.E., 76, 198  
 Simpson, E.H., 97, 198  
 Singh, B.N., 125, 198  
 Skellam, J.G., 90, 103, 106, 107, 198  
 Smith, A.D., 5, 198  
 Snedecor, G.W., 37, 51, 52, 55-57, 60, 198  
 Stanbury, F.A., 121, 122, 125, 184  
 Stehn, J.R., 126, 188  
 Steiger, T.L., 122, 124, 199  
 Stevens, W.L., 94, 125, 128, 199  
 Stewart, G., 36, 196, 199  
 'Student', 119, 199  
 Sutcliffe, M.I., 193  
 Svedberg, T., 23, 199  
 Tansley, A.G., 198  
 Thomas, M., 121, 122, 124, 199  
 Thompson, H.R., 106, 132, 133, 199  
 Thomson, G.W., 122, 199  
 Tidmarsh, C.E.M., 64, 200  
 Tinney, F.W., 65, 66, 200  
 Tukey, J.W., 60, 189  
 Watt, A.S., 120, 198, 200  
 Warren Wilson, J., 11, 66, 200  
 Went, F.W., 144, 150, 200  
 West, O., 12, 200  
 Whitford, P.B., 96, 105, 200



Williams, C.B., 27, 28, 201  
Winkworth, R.E., 12, 65, 66, 201  
Yates, F., 37, 58, 60, 158, 188  
Yoda, K., 195  
Youtz, C., 60, 194

## S i s u k o r d.

I peatükk	
TAIMKATTE KVANTITATIIVNE KIRJELDAMINE .....	4
II peatükk	
PROOVIVALIK JA VÕRDLEMINE .....	31
III peatükk	
JAOTUMUS .....	78
IV peatükk	
LIIKIDE KOOSESINEMINE .....	143
L i s a .....	174
K i r j a n d u s .....	183
A u t o r i t e i n d e k s .....	202

П. Грейг-Смит

КВАНТИТАТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Перевел с английского и комментировал Т. Фрей

На эстонском языке

Тартуский государственный университет  
ЭССР, г. Тарту, ул. Кликколи, 18

---

Vastutav toimetaja V. Masing  
Korrektor M. Raisma

=====

TRJ rotaprint 1969. Paljundamisele antud 31.XII  
1968. Trükipoognaid 13. Tingtrükipoognaid 12.  
Argestuspognaid 9,35. Trükiarv 500. Faber  
30 x 42. 1/4. MB 09626. Tell. nr. 806.  
Hind 50 kop.



Hind 50 kop.